SHOUT
SHARE
IT

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor an der Universität zu Göttingen

Zweiundneunzigster Band

Mit 149 Figuren im Text, 35 Tafeln und 3 Texttafeln

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1909

E157
1

1797

Inhalt des zweiundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 2. Februar 1909

Seite

M. Nowikoff, Untersuchungen über die Struktur des Knochens. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. I—IV) 1

Walther Ernst Bendl, Europäische Rhynchodemiden. I. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. V) 51

Fritz Kutschera, Die Leuchtorgane von Acholoe astericola Clprd. (Mit 7 Fig. im Text u. Taf. VI) 75

Leo Lüders, Gigantocypris Agassizii (Müller). (Mit 7 Fig. im Text u. Taf. VII, VIII) 103

Wl. Gariaeff, Zur Histologie des centralen Nervensystems der Cephalopoden. I. Subösophagealganglionmasse von Octopus vulgaris. (Mit Taf. IX u. X) 149

Zweites Heft

Ausgegeben den 23. Februar 1909

Reinhard Demoll, Die Mundteile der Vespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie über einen Stiboreceptor der Uroceriden. (Mit 9 Fig. im Text u. Taf. XI) 187

Hans Heinrich Freiling, Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von Danais und Euploea. (Mit 17 Fig. im Text u. Taf. XII—XVII) 210

F. Fritz, Über einen Sinnesapparat am Unterarm der Katze nebst Bemerkungen über den Bau des Sinusbalges. (Mit 2 Fig. im Text u. Taf. XVIII) 291

Richard Goldschmidt, Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. (Mit 21 Fig. im Text u. 3 Texttafeln) 306

Drittes Heft

Ausgegeben den 6. April 1909

Seite
Wilhelm J. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Parietalorgane der Saurier. (Mit 23 Fig. im Text u. Taf. XIX) 359
Erwin Taube, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. I. Die Furchung des Eies bis zur Gastrulation. (Mit 6 Fig. im Text u. Taf. XX, XXI) 427
Wilhelm Dietrich, Die Facettenaugen der Dipteren. (Mit 17 Fig. im Text u. Taf. XXII—XXV) 465
Hans Gläser, Zur Entwicklungsgeschichte des Cysticercus longicollis Rud. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. XXVI, XXVII) 540

Viertes Heft

Ausgegeben den 4. Mai 1909

E. Martini, Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. Oikopleura longicauda. (Mit 22 Fig. im Text u. Taf. XXVIII—XXX) . . 563
Jan Hirschler, Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes L. (Mit 15 Fig. im Text und Taf. XXXI—XXXV) 627

Untersuchungen über die Struktur des Knochens.

Von

Dr. M. Nowikoff.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel I—IV und einer Figur im Text.

I. Einleitung.

Das Studium der Knochen, sowohl in vergleichend-anatomischer als auch in histologischer Hinsicht hat schon seit längerer Zeit sowohl die Histologen und Anatomen, als auch Chirurgen sehr intensiv beschäftigt. Ein besonderes Interesse wird in der neueren Literatur der feineren Struktur und der Histogenese des Knochens gewidmet; ein Zeichen dafür, daß die beiden Gebiete noch viele unentschiedene und zweifelhafte Fragen umschließen. Sowohl in älteren als neueren Abhandlungen über den Knochen findet man mehrfach historische Literaturübersichten (bei Retterer [05] sind die Literaturangaben seit Aristoteles zusammengestellt), weshalb ich eine solche Übersicht an dieser Stelle für unnötig halte. Es erscheint mir dagegen zweckmäßig, der Schilderung meiner eignen Beobachtungen eine systematische Zusammenstellung der wichtigsten neueren Ansichten über den Bau der Knochengrundsubstanz vorauszuschicken, um auf diese Weise eine tiefgehende Differenz in den Anschauungen verschiedener Autoren über die Knochenstruktur hervorzuheben.

Man kann wohl sagen, daß die Lehre vom fibrillären Aufbau der Knochengrundsubstanz zurzeit am meisten verbreitet ist. In ihren ersten Zügen von Sharpey angedeutet, wurde diese Lehre durch v. Ebners grundlegende Untersuchungen ausgearbeitet. Die Grundsubstanz des sog. lamellösen Knochengewebes besteht nach v. Ebner aus Fasern, »welche durch eine von ihnen differente Kittmasse zusammengehalten werden« (75, S. 57). Diese Fasern, welche beim Kochen Leim geben und im polarisierten Licht dasselbe Verhalten wie die Bindegewebsfibrillen zeigen, scheinen mit den letzteren nahe verwandt zu sein, worauf auch eine innige Beziehung zwischen dem Knochen und dem fibrillären Bindegewebe während der Osteogenese hindeutet. Die Knochenfibrillen erscheinen auf Schliffen entweder in Form von kleinen Punkten, wenn sie quer getroffen sind, oder in Form zarter Linien, wenn sie ihrer Länge nach gesehen werden. Die Linien sind jedoch »in der Regel nicht auf weite Strecken zu verfolgen, man erhält vielmehr den Eindruck als durchkreuzten sich kürzere und längere Striche unter sehr spitzem Winkel« (75, S. 54). Wie v. Ebner meint, scheint dieses Bild daher zu rühren, »daß sehr feine Fasern durch den Schliff schräg abgeschnitten sind« (S. 54). Die Isolierung der Fibrillen auf längere Strecken, ähnlich den Bindegewebsfibrillen, ist jedoch weder v. Ebner noch späteren Untersuchern gelungen. — Die Kalksalze sollen nach v. Ebner in der die Knochenfibrillen vereinigenden Kittsubstanz eingelagert sein; die Fibrillen selbst seien unverkalkt. Die in erwachsenen Röhrenknochen des Menschen und der höheren Wirbeltiere gewöhnlich deutlich ausgesprochene lamellöse Struktur führt v. Ebner darauf zurück, daß in den abwechselnden Lamellen die Verlaufsrichtung der Fibrillen verschieden sei. Dabei wird das punktierte Aussehen der Lamellen durch die Querschnitte, das gestreifte durch die Längsschnitte (bzw. Längsansichten) der Fibrillen bedingt. »Während im allgemeinen am Querschliffe die streifigen Lamellen die schmäleren sind, sind es umgekehrt am Längsschliffe die punktierten« (75, S. 72). Diese sog. sekundären Lamellen sind meistens 3—5 μ dick, manchmal aber auch bedeutend dicker. Im letzteren Fall bestehen sie aus primären Lamellen. Zur Erläuterung der Beziehungen zwischen den primären und den sekundären Lamellen bemerkt v. Ebner, daß »die Knochenfibrillen zunächst Bündel von etwa 3 μ Durchmesser bilden, welche in einfacher Lage oder nur wenige übereinander durch zahlreiche spitzwinkelige Anastomosen eine dicht gewebte Platte mit kleinen rhombischen Maschen, primäre Lamellen, darstellen. Die einzelnen Lamellen hängen durch schief abtretende Bündel untereinander zusammen. Folgen mehrere primäre Lamellen mit gleicher Faserrichtung aufeinander, so kommt es zur Bildung verschieden dicker sekundärer Lamellen.« (75, S. 83.)

Die Lehre von der fibrillären Struktur der Knochengrundsubstanz wurde nach dem Erscheinen der beiden ersten Abhandlungen v. Ebners (74, 75), wenigstens von den deutschen Histologen, so gut wie allgemein anerkannt. Von einigen Forschern, wie z. B. von Schaffer, wurde sie in allen ihren Teilen sowohl für recente als auch für fossile Knochen bestätigt (89, 93); die meisten andern Beobachter haben jedoch die

Lehre v. Ebners in manchen Punkten sehr wesentlich verändert. Kölliker erkennt in seiner Abhandlung über den feineren Bau des Knochengewebes (86), ebenso wie in seinem Handbuch der Gewebelehre (89) die fibrilläre Struktur der Knochengrundsubstanz an, meint aber, daß eine besondere verkalkte Kittsubstanz im Sinne v. Ebners »bis anhin in den Knochen nicht nachgewiesen ist, und daß somit vorläufig keine andre Möglichkeit besteht, als die, die Kalksalze an die leimgebende Substanz gebunden zu erachten« (86, S. 656). Die Untersuchung der ausgeglühten Schliffe, welche nach v. Ebner die mit Luft erfüllten, aus der verkalkten Kittsubstanz bestehenden Röhrchen, in welchen vor dem Glühen die Fibrillen sich befanden, ganz deutlich zeigen, führte Kölliker zur Überzeugung, daß diese Röhrchen nur in den interstitiellen und Hauptlamellen zu treffen sind, »woselbst sie an der Stelle der Sharpeyschen Fasern auftreten, wie eine Vergleichung der geglühten Schliffe mit unveränderten solchen und mit entkalkten Präparaten unwiderleglich beweist«. »Nach meinen neueren Erfahrungen«, fährt Kölliker fort: »gehören alle lufterfüllten langgestreckten deutlichen Röhrchen, die an geglühten und ungeglühten Schliffen in der Knochengrundsubstanz zum Vorschein kommen, den Sharpeyschen Fasern an« (86, S. 650). Auf einigen seiner Präparate, ebenso wie auf denen v. Ebners, findet jedoch Kölliker zuweilen noch feine punkt- und strichförmige lufthaltige Räume, die den v. Ebnerschen Fibrillen entsprechen sollen. Er hält aber diese Räume »einmal für Spältchen zwischen den Fibrillenbündeln und zweitens für Zerklüftungen zwischen den einzelnen Knochenlamellen« (86, S. 653).

Broesike vertritt dagegen die Auffassung v. Ebners, daß die leimgebenden unverkalkten Knochenfibrillen durch eine kalkige Kittsubstanz zusammengehalten werden. Die Fibrillen treten nach diesem Autor auf denjenigen Schliffen besonders deutlich hervor, welche nicht vollständig ausgeglüht, sondern nur bis zu kaffeebrauner Farbe gebrannt werden. Die aus einer organischen Substanz bestehenden und deshalb verkohlten Knochenfibrillen unterscheiden sich nun als dunkelbraune Punkte oder Streifen von der anorganischen, nur schwach gefärbten interfibrillären Substanz (82, S. 755). Kölliker hat diese Methode ebenfalls nachgeprüft, hat dabei aber nur eine »ganz gleichmäßige« Bräunung der Knochenschliffe beobachtet (86, S. 655).

Die Frage über das Vorhandensein einer besonderen Kittsubstanz zwischen den Knochenfibrillen wird auch in der neueren Literatur besprochen. So beobachtet Gebhardt zwischen den etwa 0,6 μ dicken Fibrillen eine Zwischensubstanz, deren Dicke nach ihm mindestens auch 0,6 μ betragen soll (01, Bd. XII, S. 24). Auch ZIEGLER (06, S. 254—5) geht hauptsächlich auf die Bemerkung KÖLLIKERS ein (89, S. 296), daß der Gehalt von 66% Erdsalzen im Knochen mit der Ansicht v. EBNERS kaum in Übereinstimmung gebracht werden kann. Ein Vergleich des Flächeninhaltes eines Fibrillenbündels (7,63 qμ) und des Flächeninhaltes sämtlicher in einem solchen Bündel enthaltenen Fibrillen (1,528 qμ) führt ZIEGLER zur Überzeugung, daß »in einem Bündel 7,63—1,528 = 6,1 qμ für die Kalksalze« übrig bleiben. Abgesehen aber davon, daß die Messungen der beinah an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Strukturelemente nur ziemlich ungenau ausgeführt werden können und deshalb als ein Beweismittel kaum zu verwenden sind, bieten, meiner Ansicht nach, die beiden oben angeführten Angaben, besonders aber diejenige von ZIEGLER, eine sehr unvollkommene Bestätigung der Richtigkeit der Knochenfibrillenlehre. Es folgt namentlich aus ihnen, daß nur ein Teil der Knochengrundsubstanz, nach ZIEGLER sogar nur weniger als $^1/_5$ derselben, aus Fibrillen besteht. Ob die Interfibrillärsubstanz, deren Masse über die der Fibrillen so bedeutend dominiert, noch irgendwie strukturiert oder homogen ist, darüber finden wir bei ZIEGLER keine Angaben.

Ebenso wie über die Beschaffenheit der collagenen Knochenfibrillen, gehen die Meinungen der Autoren bezüglich der Dicke dieser Gebilde ziemlich auseinander. Die Querschnitte der Fibrillen sind nach der ersten Angabe v. EBNERS »sehr klein und dicht gedrängt, so daß auf die Länge von 0,01 mm etwa 8—14 derselben zu zählen sind« (75, S. 53). Später gibt er an, daß jede Fibrille ungefähr 0,4—0,6 μ dick sei (87, S. 222). Nach KÖLLIKER soll der Durchmesser jeder Fibrille ebenfalls etwa 0,4 μ betragen (89, S. 283). ZIEGLER behauptet, daß der mittlere Fibrillendurchmesser 0,3125 μ beträgt (06, S. 254) und bemerkt dazu, daß diese Größe nur der Hälfte der von v. EBNER angegebenen entspricht. Demgegenüber findet BROESIKE (82, S. 756), »daß die Knochenfibrillen durchaus nicht so fein sind, wie sie v. EBNER auf seinen Zeichnungen und in seinen Schilderungen dargestellt hat«. Er unterscheidet sie nämlich schon bei mittleren Vergrößerungen; stark vergrößert (HARTNACK, Immersionslinse X, Ocular III) erscheinen sie ihm als doppelkonturierte Streifen.

In bezug auf die Anordnung der Fibrillen in der Knochengrundsubstanz meint v. EBNER, daß sie unregelmäßig verliefen. Die Fibrillenbündel können in den benachbarten Lamellen entweder parallel verlaufen oder sich unter verschieden großen Winkeln kreuzen. Von diesem Verhalten hängt auch die Deutlichkeit der lamellösen Knochenstruktur ab, welche an Schnitten und Schliffen um so klarer hervortritt, »je mehr in aufeinander folgenden Schichten die Faserrichtung wechselt« (75, S. 83).

Eine ähnliche Ansicht vertritt auch Broesike, wobei er außer den »durchflochtenen primären Lamellen« v. Ebners noch »einfache primäre Lamellen« beschreibt, welche aus parallel verlaufenden Fibrillen bestehen (82, S. 760).

Kölliker findet ebenfalls, sowohl in den benachbarten Lamellen, als auch in einer und derselben großen Lamelle »die mannigfachsten Wechsel« in der Anordnung der Knochenfasern (86, S. 648). »Als häufigstes Vorkommnis« glaubt er jedoch »das bezeichnen zu dürfen, bei dem die Fasern der verschiedenen Blätter mit der Achse des Haversschen Kanals einen Winkel von 45° bilden und untereinander in rechtem Winkel sich kreuzen« (89, S. 285).

In seiner eingehenden Abhandlung über die Anordnungsweisen der Bauelemente des Wirbeltierknochens kommt Gebhardt zur Überzeugung, daß der Verlauf der Fibrillen überall im Knochen ein durchaus gesetzmäßiger ist, indem er eine hochgradige Anpassung an die mechanische Funktion des Knochens zeigt (01, Bd. XII, p. 204). Diese gesetzmäßige Fibrillenanordnung wird aber in der jüngsten Zeit von Triepel bestritten, nach dessen Meinung die Richtung des Fibrillenverlaufs weder in der pathologisch veränderten, noch in der normalen Knochenspongiosa als Resultat einer funktionellen Anpassung betrachtet werden kann (07, S. 71—2).

Wenn wir dem oben Gesagten noch hinzufügen, daß sogar das wichtigste Merkmal der collagenen Fibrillen, nämlich ihr unverzweigtes Verlaufen, von einigen Autoren (Spuler und Hansen, siehe v. Ebner, 06, S. 290) bezweifelt wird, so kommen wir zum Schlusse, daß die Lehre von dem fibrillären Bau des Knochens durchaus nicht so fest begründet ist, wie es von manchen ihrer Anhänger behauptet wird.

Das in der neueren Zeit sehr intensiv betriebene Studium der Histogenese der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz macht die Meinungsdifferenzen über die Bedeutung der Fibrillen im Knochenaufbau noch bedeutender. Im Gegensatz zu der Auffassung v. Ebners und mehrerer andrer Autoren, nach welchen die Knochengrundsubstanz durch die Tätigkeit der Osteoblasten in Form von einer homogenen Masse gebildet wird, in welcher die Fibrillen erst sekundär, durch eine Art »Prägung« Rolletts (v. Ebner, 06, S. 48) entstehen, hielt es schon van der Stricht (89, S. 48—49) für sehr wahrscheinlich, daß an dem Aufbau der Knochensubstanz zwei Arten von Zellen sich beteiligen;

erstens die sog. fibrillogenen Bindegewebszellen, von welchen die Knochenfibrillen herstammen, und zweitens die Osteoblasten, welche den Knochen mit anorganischen Substanzen versehen.

Nach Spuler (99, S. 15) können an der Bildung der collagenen, mehr oder weniger deutlich fibrillären Knochengrundsubstanz »nicht nur die eigentliche Osteoblastenschicht, sondern auch die weiter von dem entstehenden Knochen abliegenden Bindegewebszellen« beteiligt sein.

In der jüngsten Zeit tritt v. Korff mit einer ähnlichen Auffassung der histogenetischen Prozesse in Zähnen und Knochen hervor. In seiner ersten Publikation meint v. Korff, daß die Funktion der Odontoblasten nur darin bestehe, »die immer mehr verkalkende und dicker werdende, bei Säugetieren gefäßlose Zahnbeinschicht mit Ernährungskanälchen zu versehen« (06, S. 7). Später aber kommt v. Korff der v. d. Strichtschen Auffassung etwas näher, indem er den Odontoblasten wie den Osteoblasten außer der Ernährungsfunktion noch eine andre zuschreibt. Der Osteoblast, sagt er, »entwickelt .... in den basophilen Körnern des Zellleibes wahrscheinlich die später in die Grundsubstanz eingelagerte Interfibrillarsubstanz, wie wir es auch für die Elfenbeinzelle annehmen müssen« (07, S. 523). Die den Hauptbestandteil der Knochen- und Dentingrundsubstanz bildenden leimgebenden Fibrillen werden dagegen nach v. Korff nicht von Osteo- oder Odontoblasten, sondern von den in der Zahnpulpa, bzw. in der Umgebung des Knochens liegenden Bindegewebszellen geliefert. Die von diesen Zellen unmittelbar ausgeschiedenen Fibrillen vereinigen sich zu dickeren Fasern, welche zwischen den Elfenbeinzellen oder zwischen den Osteoblasten korkzieherartig gewunden verlaufen. An die Oberfläche der Osteo-, bzw. Odontoblasten gelangend, splittern sich die Fasern pinselartig in zahlreiche feinste Fibrillen auf, welche die Grundsubstanz bilden. Das Wachstum der letzteren erfolgt also mittels eines beständigen Durchschiebens der collagenen Fibrillen aus dem Bindegewebe an die Oberfläche des Zahnes oder des Knochens, wo sie allmählich verkalken.

Diese Auffassung v. Korffs steht auch in histologischer Hinsicht mit v. Ebners Angaben in schroffem Gegensatz. Nach v. Ebner, Gebhardt und Triepel nämlich hängt die Verlaufsrichtung der Fibrillen von Druck- und Zugwirkungen ab, wodurch die Fibrillen, abgesehen von den schief verlaufenden Sharpeyschen Fasern, immer der Knochenoberfläche parallel orientiert werden.

Die Richtigkeit dieser Behauptung wurde schon früher von Hansen (99, S. 436—37) bezweifelt. Dieser Autor beschreibt die erste Anlage des Knochens als einen Collagenfilz, in welchem die Fibrillen unregelmäßig nach allen Richtungen verlaufen. Im Dentin, wo nach v. Ebner die Fibrillen stets der Pulpaoberfläche annähernd parallel verlaufen sollen, findet Hansen ebenfalls, daß das Collagen in früheren Entwicklungsstadien um jeden Odontoblastenausläufer »als eine filzähnliche Lage von ungeheuer dünnen und feinen, kurzen Fibrillen« gebildet wird, »welche sich gegenseitig kreuzen und aneinander legen, anfangs in allen möglichen Richtungen«. Nach v. Korff können, wie wir schon oben gesehen haben, die Fibrillen auch senkrecht oder schräg zur Knochenoberfläche verlaufen.

Die erst kürzlich veröffentlichte Auffassung v. Korffs haben v. Ebner (06) und Fleischmann (06, 07) einer scharfen Kritik unterworfen. v. Ebner erkennt das Vorhandensein der von v. Korff beschriebenen, zwischen den Odontoblasten verlaufenden Fasern an, betrachtet sie jedoch als Partien des vollständig homogenen, keine Fibrillen enthaltenden Prädentins, welches von den Osteoblastenseiten ausgeschieden wird. Die Verteilung der Fasern ist nach ihm keineswegs regelmäßig. Sie sind nur während der Bildung der äußersten Dentinschicht zu beobachten, verschwinden aber zur Zeit des Beginnes der Dentinverkalkung, »indem sie in die regulären Zahnbeinablagerungen einbezogen und zur Prädentinbildung verwendet werden« (06, S. 324). Fleischmann bemerkt, daß die Annahme der aus der Zahnpulpa heraustretenden Fibrillen mit dem Vorhandensein des schon von Kölliker beschriebenen Häutchens, das die Odontoblastenlage von der Dentingrundsubstanz trennt, unvereinbar ist.

Eine vermittelnde Stellung in dieser Frage nimmt Studnička ein (06, 07). Dieser Autor findet im Gewebe junger Zahnpapillen, ebenso wie in erwachsenen Zahnpulpen zahlreiche Fibrillen, welche in einer etwa spongiösen oder alveolären Grundsubstanz verlaufen und deren Verhalten mit demjenigen der collagenen Bindegewebsfibrillen vollkommen übereinstimmt. An der Peripherie der jungen Zahnpapillen zeigen die Fibrillen, wie auch v. Korff angibt, eine radiale Anordnung. Die Fibrillenbündel verlaufen hier zwischen den äußersten Pulpazellen, an deren Oberfläche sie sich pinselförmig ausbreiten. Die distalen Fibrillenteile (sog. Fibrillenkegel) verflechten sich miteinander und bilden auf diese Weise den Grenzsaum der Papille, welcher durch das Secret der oberflächlichen Pulpazellen nachträglich hyalinisiert wird. Nach der Ausbildung dieses Grenzsaumes ordnen sich die äußeren Pulpazellen zu einer epithelartigen Odontoblastenschicht an, welche das Prädentin vom Pulpagewebe abgrenzt. Diese Trennung ist jedoch keine vollkommene, da die beiden Zahnteile durch die zwischen den Odontoblasten verlaufenden v. Korffschen Fasern miteinander in Verbindung bleiben. Die radialen Fibrillensysteme spielen jedoch nach Studnička eine nur vorübergehende Rolle, indem sie nur am Beginn der Dentinbildung hervortreten. Die später entstehenden definitiven Fibrillen liegen parallel der Zahnoberfläche. Die Substanzen zum Aufbau des Dentins, ebenso wie die Kalksalze werden auf späteren Entwicklungsstadien von Odontoblasten geliefert.

Obgleich die Meinungsdifferenzen über die Struktur und Histogenese der Knochengrundsubstanz schon in den vorherbesprochenen Angaben ganz bedeutend erscheinen, sind sie damit noch nicht erschöpft. Eine ganze Anzahl Histologen bestreitet nämlich überhaupt das Vorhandensein der von v. Ebner im Knochen beschriebenen Fibrillen. In seinem Traité technique d'histologie (75,—82, S. 314—15) bemerkt Ranvier, daß er die Methoden von Sharpey nachgeprüft hat, dabei aber keine fibrilläre Struktur in der Grundsubstanz des Knochens beobachten konnte.

Diese ältere Auffassung, welche nach dem Erscheinen der Arbeiten v. Ebners vollständig widerlegt zu sein schien, wurde in der späteren Zeit jedoch nicht nur von Ranvier, sondern auch von andern Forschern vertreten. So bemerkt Zachariadès (93, S. 450), wir wir später sehen werden, mit vollem Recht, daß die Anzahl der auf den Figuren v. Ebners angegebenen Knochenzellausläufer stets zu gering erscheint. Diese Ausläufer spielen aber gerade eine wichtige Rolle in dem Aufbau des Knochengewebes, indem sie demselben einen lamellären Charakter verleihen. Durch Erwärmen eines entkalkten Knochenschnittes in 40%iger Potaschelösung isolierte Zachariadès (89, S. 318—9) Elemente, welche den von v. Ebner als Bindegewebsfibrillen beschriebenen vollständig entsprechen. Er war jedoch imstande, zu konstatieren, daß diese fadenartigen Gebilde von Knochenzellen entspringen, daß sie also keine Fibrillen, sondern Zellenausläufer darstellen. Von der verschiedenen Orientierung dieser Ausläufer soll das homogene oder das gestreifte Aussehen der Lamellen abhängig sein. Abgesehen von den elastischen und Sharpeyschen Fasern, von den Blutgefäßen usw. besteht der ausgebildete Menschenknochen nach Zachariadès nur aus Zellen nebst ihren zahlreichen, in allen möglichen Richtungen miteinander anastomosierenden Fortsätzen und aus einer amorphen, collagenen, die Kalksalze enthaltenden Intercellularsubstanz.

Obgleich die Angaben von Zachariadès von Schaffer (93) sehr scharf verurteilt wurden, kommt Retterer in der neueren Zeit (05) nach eingehenden Studien der Knochenstruktur wieder zu einer ähnlichen Auffassung. In einem gut konservierten und gefärbten Knochen unterscheidet man nach RETTERER immer Knochengrundsubstanz und Knochenkörperchen. Die letzteren sind von Kapseln umgeben und senden in die Grundsubstanz zahlreiche feine Kapselfortsätze, welche sich verzweigen, miteinander anastomosieren und so ein hämatoxylinophiles Netz erzeugen. Diese Fortsätze sollen mit den von v. EBNER beschriebenen Fibrillen identisch sein. Die Grundsubstanz zwischen den Maschen dieses Netzes ist homogen; sie färbt sich mit Safranin und ist in allen ihren Teilen mit Kalksalzen gleichmäßig imprägniert. Das verschiedene Aussehen der benachbarten Knochenlamellen hängt nach RETTERER davon ab, ob sie vorwiegend aus stark färbbaren Kapselfortsätzen oder aus einer homogenen, schwach färbbaren Grundsubstanz bestehen. Am Schluß seiner Beschreibung der Struktur von gut konservierten Knochen formuliert RETTERER seine Ansichten über die Natur der Knochenfibrillen folgendermaßen: »Ce que SHARPEY, EBNER, KÖLLIKER et d'autres ont décrit, dans des conditions différentes, sous le nom de faisceaux de fibrilles osseuses, correspond tantôt aux filaments du réticulum, tantôt aux trainées de substance amorphe et calcifiée, épaisse de 3 μ à 3,5 μ« (05, S. 570).

Im Laufe der Osteogenese war RETTERER ebenfalls nicht imstande die Knochenfibrillen zu beobachten. Am Beginn der Knochenentwicklung wandeln sich nach ihm die Zellen des reticulären Bindegewebes in Osteoblasten um. Das oberflächliche Protoplasma dieser Osteoblasten differenziert sich zu einer homogenen und schwach färbbaren Masse — der sog. Vorknochensubstanz. Die Zellen des Vorknochens, welcher eine dünne Schicht zwischen dem Periost und dem echten Knochen bildet, sind bedeutend kleiner als die Osteoblasten und bestehen je aus einem Kern und einer zarten, den letzteren umgebenden Protoplasmazone. Beim Übergang in die echten Knochenzellen vergrößern sie sich, umgeben sich dabei mit einer Lage von hellerem Protoplasma und scheiden an ihrer Oberfläche Kapseln aus. Das hämatoxylinophile, aus Zellfortsätzen bestehende Netz verdichtet sich, und die homogene Grundsubstanz in seinen Maschen fängt an zu verkalken.

Die Unsicherheit der Ansichten über die feinere Struktur des Knochengewebes ist durch die oben gemachten Auseinandersetzungen, wie ich glaube, genügend charakterisiert. Es entsprach deswegen vollständig meinem Wunsche, dieses Gewebe einem nochmaligen Studium zu unterwerfen, als mein verehrter Lehrer, Prof. O. BÜTSCHLI, mir seine, teils von ihm selbst, teils von seiner Assistentin, Frl. Dr. Cl. Hamburger, angefertigten Schliffe durch den Menschenfemur zur Untersuchung überließ. Für diese Überlassung der Präparate, ebenso wie für vielfache Unterstützung während der Ausführung der vorliegenden Arbeit, welche zum größten Teil auf dem Zoologischen Institut zu Heidelberg gemacht wurde, sage ich Herrn Prof. O. Bütschli auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank.

II. Schliffe durch den getrockneten Knochen.

Meine Untersuchungen des getrockneten Knochens habe ich an zahlreichen, in verschiedenartigen Richtungen geführten Schliffen durch menschliche Femur und Fibula ausgeführt. Das Schleifen erfolgte gewöhnlich zuerst mittels feiner Flachfeilen, weiter auf einem weißen Schleifstein und schließlich wurde der Schliff auf einer matten Glasplatte poliert. Von dem Gebrauch eines Schleifpulvers wurde dabei abgesehen, weil es sehr schwer auszuwaschen ist und dem Präparat ein unsauberes Aussehen verleiht. Ich habe meistens im Olivenöl geschliffen und finde, daß auf diese Weise dünnere und weniger beschädigte Schliffe darzustellen sind als beim Schleifen im Wasser. Der fertige, beiderseits polierte Schliff wird in Xylol ausgewaschen und dann entweder direkt in verdünnten Kanadabalsam übertragen oder zuerst im Thermostat, bzw. unter der Luftpumpe, ausgetrocknet und nachher in festen geschmolzenen Kanadabalsam eingeschlossen. Auch die mir von Prof. Bütschli zur Verfügung gestellten Schliffe waren nach obigem Verfahren hergestellt.

Da das Färben der Knochenschliffe, wie bekannt, nur sehr unvollkommen gelingt, wurden zur besseren Darstellung der Struktur Imprägnationen der Knochenkanälchen versucht. Die Silberimprägnation wurde nach folgender, auch von Prof. Bütschli bei seinen Präparaten zum Teil verwendeten Methode ausgeführt. Man schleift eine dünne Knochenplatte von einer Seite an und legt sie für einige Tage in eine schwache (1%ige) Silbernitratlösung, welche dunkel aufbewahrt wird. Nachher wird die Knochenplatte ausgewaschen, dem Licht ausgesetzt und schließlich getrocknet. Dabei erhält sie infolge der Silberreduktion eine schwarze Farbe. Die angeschliffene Seite wird dann etwas poliert und die Platte hierauf mit dieser Seite auf einen Objektträger mit Kanadabalsam befestigt, worauf sie endlich möglichst dünn geschliffen wird.

Sehr schöne Bilder bekommt man nach der Ausfüllung der Knochenhöhlen und der verzweigten Knochenkanälchen mit verschiedenen Farbstoffen. Am besten erweist sich dabei Fuchsin S. Die von ZIMMERMANN empfohlene Methode (siehe SCHAFFER, 93, S. 189—190) wurde in folgender Modifikation angewendet. Man legt die Knochenplättchen für 2—3 Tage in eine $^1/_2$%ige alkoholische Fuchsinlösung, welche bei der gewöhnlichen Zimmertemperatur aufbewahrt wird. Nachher überträgt man das zugeschlossene Gefäß mit der Fuchsinlösung und den Knochenplättchen für etwa 24 Stunden in einen Thermostat von 40° und schließlich in einen solchen von etwa 55° Wärme. Im letzteren Thermostat wird das Gefäß so lange offen gelassen, bis die Flüssigkeit vollständig verdunstet ist. Die ausgetrockneten Knochenplättchen sind dunkelrot, stellenweise metallglänzend. Das Schleifen solcher Platten muß entweder trocken oder im Olivenöl erfolgen, da die Farbe im Wasser aufgelöst wird. In die inneren Partien der Platte dringt die Farbe gewöhnlich nur recht unvollkommen ein, deswegen empfiehlt es sich, eine Fläche der Platte nur so weit zu schleifen, bis der äußere Farbenniederschlag entfernt ist. Mit dieser Seite wird die Platte aufgeklebt und dann endgültig geschliffen. Der Schliff kann entweder im Olivenöl studiert, oder nach Auswaschen im Xylol in Kanadabalsam eingeschlossen werden.

Meine Untersuchungen habe ich vorwiegend an den sog. HAVERSschen Lamellen ausgeführt, denen, wie bekannt, sowohl die SHARPEYschen als auch die elastischen Fasern fehlen. In diesen Lamellen unterscheidet man erstens die Knochenkörperchen mit ihren Ausläufern — den Knochenkanälchen — und zweitens die dazwischen liegende Grundsubstanz. Obgleich die Kanälchen von der Grundsubstanzstruktur nicht immer mit genügender Deutlichkeit zu unterscheiden sind, will ich der Übersichtlichkeit wegen diese beiden Gebilde getrennt besprechen, und zwar vorerst die Knochenkörperchen nebst ihren Fortsätzen und nahher die Grundsubstanz.

1. Die Knochenkörperchen und die Knochenkanälchen.

Der lamelläre Knochenbau hängt nach einigen Autoren von der Anordnung der Grundsubstanzelemente, nach den andern von dem Verlaufe der Knochenkanälchen ab. Meine Untersuchung hat diese beiden Meinungen bestätigt und gezeigt, daß sie ohne Schwierigkeit miteinander vereinbar sind. Soweit ich nach den mir vorliegenden Präparaten und nach den Abbildungen andrer Autoren beurteilen kann, gelingt es fast nie, die sämtlichen Knochenkanälchen auf einem Schliffe deutlich zu machen; man kann jedenfalls niemals ganz sicher sein, daß man alle vorhandenen Kanälchen sieht. Die Lufterfüllung der Kanälchen beim Einschließen der trockenen Schliffe in geschmolzenen Kanadabalsam ist stets mehr oder weniger unvollständig; in einem Teile der Kanälchen wird namentlich die Luft durch den Balsam ersetzt, wodurch sie unsichtbar gemacht werden. Bei der Silberimprägnation, ebenso wie bei der Fuchsininjektion erfolgt die Füllung und demgemäß die Färbung der Kanälchen aus den Knochenhöhlen. Infolgedessen erscheinen die den letzteren am nächsten liegenden Kanälchenpartien ganz gut gefärbt; je weiter aber die Kanälchenteile von den Knochenhöhlen entfernt sind, um so weniger Möglichkeit haben sie, mit Farbflüssigkeit gefüllt zu werden. Auch nach einem sehr langen Verbleiben in der Fuchsinlösung sieht man im Innern des Schliffes einige Kanälchen, deren Farbe allmählich blasser wird und schließlich ganz verschwindet.

Man findet auch in den Kanälchen des ausgetrockneten Knochens oft größere oder geringere Reste des protoplasmatischen Inhaltes. Manchmal sind diese Reste so bedeutend, daß sie sich auf den Schnitten getrockneten entkalkten Knochens sehr schön färben lassen. Auf Fig. 36 ist ein Teil eines solchen Schnittes abgebildet, wo die Grundsubstanz (*Grs*) nach dem Verfahren HANSENS rot, der Inhalt der Knochenhöhlen (*Knz*) und Kanälchen (*Knl*) mit Methylenblau gefärbt ist. In einigen Zellen sieht man hier sogar dunklere rundliche Körper, welche möglicherweise Reste der Zellkerne darstellen. Solche Bilder beobachtet man jedoch nur selten; die plasmatischen Reste in den Kanälchen sind gewöhnlich ganz unbedeutend, sie sind jedoch wohl gerade dazu geeignet, der Verbreitung der Farbflüssigkeit ein gewisses Hindernis zu bereiten.

Meiner Darstellung des Verlaufes der Knochenkanälchen möchte ich eine kurze Bemerkung über die Knochenkörperchen vorausschicken. Die Angaben der meisten Autoren stimmen darin überein, daß diese Körperchen gewöhnlich eine zwetschenkernartige Form besitzen. Eine starke Abplattung der Körperchen in der Richtung der Lamellendicke ist auf jedem Präparat ohne weiteres festzustellen. In bezug auf ihre beiden andern Dimensionen halte ich es aber nicht für möglich, eine allgemein gültige Regel aufzustellen. Wie wir später bei der Besprechung der Grundsubstanz sehen werden, kommt das verschiedene Aussehen der Knochenlamellen zum Teil dadurch zustande, daß sie in zwei entgegengesetzten Richtungen gedehnt wurden. Dabei werden auch die in der Mitte der Lamellen liegenden Knochenzellen diesen Dehnungen unterworfen und bekommen, von der Fläche gesehen, eine längliche Gestalt. Solche Zellen sehen also zwetschenkernförmig aus.

Sehr viele Zellen jedoch, an einigen Knochenstellen sogar ihre Mehrzahl, befinden sich an der Grenze zweier benachbarter Lamellen und behalten dementsprechend ihre primäre, rundliche Flächenansicht (Fig. 32 *Knz*).

Die besten Bilder des Kanälchenverlaufes im Knochen beobachte ich auf den mit Fuchsin imprägnierten Schliffen (Fig. 32—35, 37). Die Kanälchen sind, wie bekannt, in zweierlei Richtungen angeordnet. Einmal verbinden sie die in verschiedenen Lamellen übereinander liegenden Knochenkörperchen, durchsetzen also die Lamellen ihrer Dicke nach (Fig. 33 *Knlv*). Diese Kanälchen möchte ich im weiteren als vertikale bezeichnen. Zweitens verlaufen Kanälchen parallel der Lamellenebene oder, um einen kürzeren Ausdruck zu gebrauchen, horizontal und bilden in diesem Falle Verbindungsnetze entweder zwischen den in einer und derselben Lamelle liegenden Zellen (Fig. 32, 33 *Knlh*) oder zwischen den vertikalen Kanälchen (Fig. 37 *Knl*). Diese dritte Art von Kanälchen wurde in der Literatur bis jetzt kaum berücksichtigt; für die richtige Beurteilung des lamellösen Charakters des Knochens ist sie aber von großer Bedeutung.

Ich bin mit RETTERER (05) durchaus nicht einverstanden, wenn er die Knochenkanälchen (seine »prolongements capsulaires«) für identisch mit den Knochenfibrillen v. EBNERS erklärt. Seine Meinung ist jedoch insofern richtig, als die horizontalen Knochenkanälchen allein, ohne Beteiligung der Grundsubstanzstruktur, imstande sind, die lamellöse Struktur anzudeuten. Beim ersten Blick auf Fig. 33, wo die Grundsubstanz vollständig durchsichtig ist und wo die Kanälchen zum großen Teil, aber doch nicht alle, mit Farbe gefüllt sind, tritt der lamellöse Aufbau des Knochens deutlich hervor. Auf Fig. 37 kann man ebenfalls zwischen den Kanälchen (*Knl*) und der lamellösen Struktur nähere Beziehungen beobachten. Abgesehen von ihrem gestreiften und punktierten Aussehen, unterscheiden sich die abwechselnden Knochenlamellen, wie bekannt, meistenteils auch durch ihre Dicke. Auf Querschliffen durch einen Röhrenknochen erscheinen nämlich die dickeren Lamellen punktiert (Fig. 2, 37), die dünneren dagegen gestreift; auf Längsschliffen ist das Verhalten umgekehrt (Fig. 1). Auf Querschliffen mit deutlich sichtbaren Kanälchen beobachtet man, daß die horizontalen Kanälchen fast immer, nur mit seltenen Ausnahmen, in den dünneren Lamellen verlaufen (Fig. 37, 41, 44). Auf den günstigeren Stellen eines Querschliffes (Fig. 33), ebenso wie auf Tangentialschliffen (Fig. 32, 35), sieht man nicht selten, daß die horizontalen Kanälchen in der dünneren Lamelle ein dichtes Netz bilden. Diese horizontalen

Kanälchen können, wie gesagt, entweder unmittelbar von den Knochenkörperchen oder von den vertikalen Kanälchen als ihre Verzweigungen und Anastomosen entspringen. Die die horizontalen Kanälchen enthaltenden, dünneren Lamellen unterliegen, wie wir später sehen werden, einer Dehnung in circulärer Richtung. Dementsprechend nehmen die in ihnen liegenden Knochenhöhlen eine verlängerte Gestalt an, und die Kanälchen verlaufen in ihnen ebenfalls vorwiegend circulär. Durch diesen Kanälchenverlauf, nebst der später zu besprechenden Struktur der Grundsubstanz, wird das gestreifte Aussehen der dünneren Lamellen auf Querschliffen und das punktierte auf Längsschliffen hervorgerufen.

Das Vorhandensein vertikaler Kanälchen in den dickeren, von vertikalen und horizontalen Kanälchen in den dünneren Knochenlamellen kann man auch auf Flächenschliffen beobachten. Abgesehen von den Knochenkörperchen mit ihren Verbindungen (Fig. 32) sieht man auf solchen Schliffen beim Heben und Senken des Tubus alternierend die Bilder, welche auf den Fig. 34 und 35 entworfen sind. Man findet nämlich in geringen Höhen nur punktförmige Querschnitte durch vertikale Kanälchen (Fig. 34 *Knl*), oder dieselben Punkte, welche jedoch durch mehrere, in ihrem Verlaufe der circulären Ausdehnung der Lamelle mehr oder weniger entsprechende horizontale Kanälchen miteinander verbunden sind (Fig. 35 *Knl*).

Das Dargelegte berechtigt, wie ich glaube, die Knochenlamellen als solche mit vertikalen Kanälchen oder kanälchenärmere und als solche mit vertikalen und horizontalen Kanälchen oder kanälchenreichere zu unterscheiden. Diese Einteilung entspricht dem natürlichen Verhalten mehr als die der früheren Autoren. Die Bezeichnungen von RANVIER (75—82) nämlich »lamelles homogènes et lamelles striées« sind schon aus dem Grunde unannehmbar, weil keine der Knochenlamellen bei stärkerer Vergrößerung homogen erscheint. Die bekannte, von v. EBNER (75, S. 69) eingeführte Einteilung der Lamellen als punktierte und gestreifte ist deswegen nicht recht geeignet, weil eine und dieselbe Lamelle verschieden erscheint, je nachdem sie auf Quer- oder auf Längsschliffen durch den Röhrenknochen beobachtet wird.

Die schon von früheren Forschern konstatierte Erscheinung, daß die lamelläre Struktur nicht überall im Knochen deutlich hervortritt, steht meiner Ansicht nach in erster Linie damit in Zusammenhang, daß die horizontalen Kanälchen nicht in sämtlichen Knochenregionen reichlich vorhanden und regelmäßig angeordnet sind.

Die im obigen besprochenen Lamellen wären nach der Terminologie v. Ebners als sekundäre zu bezeichnen. Die sog. primären Lamellen v. Ebners kommen, soweit ich nach meinen Präparaten urteilen kann, dadurch zustande, daß einige kanälchenreichere Lamellen sehr dünn sind, so daß sie auf Querschliffen durch die Lamellen kaum bemerkbar sind. Ich beobachte nicht selten, daß zwischen zwei kanälchenreicheren Knochenlamellen von gewöhnlicher Dicke eine mehr oder weniger, zuweilen sogar sehr dicke kanälchenärmere Lamelle liegt, welche jedoch durch feine (nur ein Kanälchen dicke) Lagen der horizontalen Kanälchen in primäre Lamellen zerlegt wird. Der Unterschied zwischen sekundären und primären Knochenlamellen besteht also nur darin, daß die kanälchenreicheren Lamellen zwischen den sekundären Lamellen dicker, zwischen den primären dünner sind.

Wenn meine Behauptung, daß das verschiedene Aussehen der Lamellen nicht nur durch eine verschiedene Orientierung der Grundsubstanzelemente, sondern auch durch einen substantiellen Unterschied hervorgerufen wird, richtig ist, dann müßte man diesen Unterschied auch durch Färbung nachweisen können. Es ist aber eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Knochenkanälchen, sogar in frischem Zustande, sehr schwer tingierbar sind. An geeigneten Stellen entkalkter, mit Methylenblau und Pikrinsäurefuchsin-Essigsäure nach Hansen gefärbter Schnitte gelingt es jedoch eine mehr oder weniger deutliche Lamellierung des Knochens zu beobachten, wobei die kanälchenärmeren Lamellen rot, die kanälchenreicheren bläulich erscheinen.

Dieser Färbungsunterschied kann jedoch am besten durch Behandlung der Schliffe mit Silbernitrat erreicht werden. Die Knochenkanälchen sehen auf solchen Schliffen recht mannigfaltig aus (Fig. 41 bis 44 *Knl*). Das hängt von verschiedenen Ursachen ab; erstens davon, ob die Kanälchen protoplasmatische Reste enthalten oder nicht, zweitens davon, ob sie mit Luft oder Kanadabalsam gefüllt sind, drittens von höherer oder tieferer Einstellung des Tubus und schließlich davon, ob die den Kanälchen unmittelbar anliegende Grundsubstanzschicht, die sog. Kanälchenscheide, gefärbt ist oder nicht. Die in den Kanälchen liegenden, bei stärkeren Vergrößerungen gewöhnlich rosenkranzförmig aussehenden Protoplasmareste sind tiefbraun bis schwarz gefärbt (Fig. 43 *Pr*). Von den bei hoher Tubuseinstellung ebenfalls dunkel erscheinenden, lufterfüllten Kanälchen unterscheiden sie sich leicht durch ihr stärkeres Brechungsvermögen. Die Intensität der Scheidenfärbung nimmt gewöhnlich mit der Entfernung des Kanälchens von der Knochenhöhle ab. Demgemäß sind die kanälchenreicheren Lamellen, welche hauptsächlich aus den von Knochenkörperchen weiter entfernten

Kanälchenpartien bestehen, nur etwas dunkler gefärbt als die kanälchenärmeren. Schon diese geringe, auf den Silberpräparaten überall vorhandene Färbungsdifferenz, welche, wie ich ausdrücklich bemerke, nicht mit der Tubuseinstellung in Zusammenhang steht, genügt, um eine Verschiedenheit der in den beiderlei Lamellen enthaltenen Substanzen zu zeigen. Viel sicherer läßt sich jedoch die Abhängigkeit der dunkleren Färbung der dünneren Lamellen von dem größeren Reichtum an Kanälchen auf einigen gleichmäßiger und vollkommener imprägnierten Schliffstellen nachweisen (Fig. 44). Die Wandungen der vertikalen Kanälchen zeigen hier nämlich genau dieselbe etwas dunklere Farbe, wie die kanälchenreicheren Lamellen. Das Aussehen der benachbarten Lamellen ist da besonders verschieden (Fig. 44), wo die horizontalen Kanälchen, und dementsprechend auch die kanälchenreicheren Lamellen (*KnrL*), sei es infolge des Reichtums an protoplasmatischen Resten oder infolge ihrer geringeren Entfernung vom Haversschen Kanal (*Hkn*), ganz dunkel gefärbt sind. Auch hier erkennt man sehr deutlich, wie die Vertikalkanälchen mit ihrem dunklen Inhalt in dem Bereiche der kanälchenreicheren Lamellen sich verzweigen, horizontal umbiegen und in die dunkle, jedenfalls aus einem Kanälchengeflecht bestehende Masse dieser Lamellen eintreten.

Zum Schluß dieser Betrachtung möchte ich noch hervorheben, daß auch die Spaltbarkeit des Knochens in der Richtung der Lamellenebenen eine recht plausible Erklärung darin findet, daß die kanälchenärmeren Lamellen, welche vorwiegend aus solider, mit anorganischen Salzen imprägnierter Grundsubstanz bestehen, mit den kanälchenreicheren Lamellen alternieren, welch letztere eine bedeutende Menge des weichen, im ausgetrockneten Zustande durch Luft ersetzten Protoplasmas enthalten und deswegen viel leichter zerbrechlich sind als die kanälchenärmeren Lamellen.

2. Die Struktur der Grundsubstanz.

Es gelingt nur selten, auf Schliffen die Knochenkanälchen und die Struktur der Grundsubstanz nebeneinander deutlich zu beobachten. Auf ungefärbten Schliffen, welche in flüssigem Kanadabalsam eingeschlossen sind, oder solchen, die in hartem Balsam mehrere Male bis zum Schmelzpunkt des Balsams erwärmt wurden, wo also die ganze Substanz des Schliffes vom Balsam ziemlich durchdrungen ist, sieht man sowohl die Knochenkörperchen mit ihren Ausläufern als auch die Struktur der Grundsubstanz sehr undeutlich. Die Schliffe, welche viele mit Luft bzw. Gas gefüllte Kanälchen enthalten, sind zum Studium der Grundsubstanz ebenfalls wenig geeignet. Die schwach lichtbrechenden Luftpartien erscheinen hier nämlich von helleren oder dunkleren Interferenzhöfen umgeben, je nach der Tubuseinstellung. Bei der sehr geringen Entfernung der Kanälchen voneinander verdecken diese Höfe oft die Struktur der Zwischensubstanz und machen sie ganz unsichtbar. Am geeignetsten erweisen sich solche Schliffe, in welchen beim Einschließen in geschmolzenen Kanadabalsam die meisten Knochenkanälchen vom Balsam erfüllt werden, die feinsten Hohlräumchen der Grundsubstanz dagegen noch Gas enthalten. Die erfolgreiche Darstellung eines solchen Präparates hängt natürlich vom Zufall ab, man kann aber dafür empfehlen, den Schliff vor dem Einschließen in den Balsam bis zu etwa 100° C zu erhitzen. An manchen Stellen der mit Silber imprägnierten Schliffe, ebenso auch an ungefärbten oder mit Fuchsin injizierten Schliffen, welche in Olivenöl, das viel schwächer als Kanadabalsam bricht, eingeschlossen wurden, erscheint die Struktur der Knochengrundsubstanz oft auch ziemlich deutlich.

Betrachtet man gut gelungene Präparate mit genügend starker Vergrößerung (Apochr. 2 mm, Ocul. 8—18) und einer mehr oder weniger verengten Blende, so findet man in den Haversschen Knochenlamellen, abgesehen von den Knochenkanälchen, keine weiteren faserartigen Gebilde. Auf Querschliffen durch ein Haverssches System ist die Lamellierung des Knochens gewöhnlich ganz gut ausgesprochen (Fig. 2, 44). Die kanälchenärmeren Lamellen (Fig. 2, 44 *KnaL*) werden durch die vertikalen Kanälchen (Fig. 2, 44 *Knl*), wo die letzteren sichtbar sind, in längliche Bezirke zerteilt. Die zwischen diesen Kanälchen befindliche Grundsubstanz zeigt ein netzartiges Aussehen, wobei die Knotenpunkte des Netzes kügelchenartig in verschiedenem Grade verdickt sind (Fig. 2). Da dies netzige Aussehen auch auf den in andern Richtungen geführten Schliffen, wie wir später sehen werden, erhalten bleibt, muß man die Struktur der Grundsubstanz als eine globulitisch-wabige auffassen.

Solche Strukturen sind zuerst von Bütschli (94, S. 31—37, 98, S. 141—147) in zahlreichen colloidalen und kristallinischen Bildungen beschrieben worden. Bütschli war imstande, auch die Entstehung dieser Strukturen bei eintrocknenden Lösungen unter dem Mikroskop zu verfolgen. Es zeigt sich dabei, »daß zuerst äußerst feine, in lebhafter Molecularbewegung tanzende Globuliten auftreten, aus deren Vereinigung die fraglichen Strukturen hervorgehen dürften. Daß dies wirklich der Fall, kann man an dem Rand eintrocknender, dünner Schichten von Lösungen häufig deutlich wahrnehmen, wo man durch Vereinigung der Globuliten feinwabige Schichten entstehen sieht«. In bezug auf die zwischen den Globuliten eingeschlossenen Hohlräumchen bemerkt Bütschli, daß sie »vielfach in ihren polygonalen Umrissen, in ihrer Zusammenordnung, sowie in ihrer gesamten Erscheinung ganz merkwürdig an echte Schaumwaben erinnern« (98, S. 141).

Die feineren Details der Bildung der Struktur der Grundsubstanz konnte ich nicht beobachten; es läßt sich aber mit Sicherheit vermuten, daß der Prozeß hier komplizierter verlaufen muß als bei der Kristallbildung, vor allen Dingen deshalb, weil an dem Aufbau der Knochengrundsubstanz neben den anorganischen auch organische Substanzen beteiligt sind. In Übereinstimmung mit Bütshli kann ich konstatieren, daß die Ähnlichkeit zwischen der globulitisch-wabigen Struktur und den wabigen Strukturen einiger tierischer Gewebe, wie z. B. der Grundsubstanz des hyalinen Knorpels und der Chitincuticulae, eine sehr große ist. Der Unterschied besteht hauptsächlich in einer etwas geringeren Regelmäßigkeit der globulitisch-wabigen Struktur, was in verschiedener Größe der globulitischen Knotenpunkte und der Hohlräumchen, dementsprechend auch in verschiedenen Dicken der die Hohlräumchen voneinander trennenden Wände sich äußert. Auch die echtoder schaumig-wabigen Strukturen zeigen stets verdickte Knotenpunkte; diese sind aber im Knochen stärker entwickelt; jeder Knotenpunkt erscheint hier wie ein globulitisches Gebilde, so daß man oft den Eindruck gewinnt, daß die ganze Grundsubstanz aus lauter Knotenpunkten besteht.

Eine ziemliche Ähnlichkeit mit der Struktur der Knochengrundsubstanz besitzt die von Awerinzew (03, S. 481) auch als globulitischwabige bezeichnete Struktur der Kalkschalen einiger mariner Rhizopoden. Diese Schalen sind ebenso wie der Knochen aus organischer und anorganischer Substanz zusammengesetzt, doch ist der Betrag der ersteren sehr gering. Awerinzew bemerkt hier, daß »in den Knotenpunkten einzelner Waben der kohlensaure Kalk in beträchtlicherer Menge abgelagert ist in Gestalt von mehr oder weniger regelmäßigen kugeligen Gebilden«. Diese Auffassung ist, wie später gezeigt werden soll, auch bezüglich der Knochenstruktur sehr wahrscheinlich.

Die Struktur der Grundsubstanz in den kanälchenreicheren, dünneren Lamellen (Fig. 2 *KnrL*) ist ebenfalls globulitisch-wabig. Ihr Aussehen weicht jedoch von dem der beschriebenen der kanälchenärmeren Lamellen etwas ab. Schwach vergrößert zeigen die kanälchenreicheren Lamellen auf Knochenquerschnitten Andeutung einer Längsstreifung. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man aber, daß diese

Lamellen auch netzig-wabig gebaut sind (Fig. 2 *KnrL*), wobei aber die Alveolen in horizontalen Reihen angeordnet und in der Richtung dieser Reihen ausgezogen, bzw. in der dazu senkrechten Richtung abgeplattet sind. An den stark verlängerten Alveolen bekommt man oft den Eindruck, als ob sie nicht dicht von Globuliten begrenzt, sondern daß zwischen den Globuliten hier und da die Wände gespannt sind, welche im optischen Durchschnitt als Linien erscheinen (Fig. 2).

Die Bilder, wo beiderlei Lamellen körnig oder punktiert aussehen, hat auch v. Ebner beobachtet; er meint jedoch, daß es sich hier um schräg getroffene Fibrillen handelt. Eine solche Auffassung ist für mich deswegen ausgeschlossen, weil ich auf sehr zahlreichen, in allen möglichen Richtungen geführten Schliffen niemals gleichmäßig dicke, auf längere Strecken verlaufende Linien beobachten kann; vor allen Dingen aber auch deswegen, weil ich auch auf Flächenschliffen durch die Lamellen, wo die Fibrillen am deutlichsten hervortreten müßten, überall eine sehr schön ausgeprägte globulitisch-wabige Struktur beobachten kann (Fig. 4, 5). Meine Auffassung scheint mir aber auch dadurch noch befestigt zu sein, weil die Abbildungen in den Arbeiten von Anhängern der Fibrillenlehre entweder mit zu schwachen Vergrößerungen gemacht oder in bezug auf die feinere Struktur sehr schematisiert sind (die Figuren von v. Ebner, Kölliker u. a.).

Ich halte es dennoch gar nicht für ausgeschlossen, daß in den zusammenhängenden Wänden der reihenweise angeordneten Waben der Knochengrundsubstanz fibrillenartige Gebilde vorkommen können, wie ich es auch im Knorpel beobachtet habe (08). Näheres darüber werde ich im Kapitel über den entkalkten Knochen berichten, hier möchte ich nur bemerken, daß diese Fibrillen auf unentkalkten Schliffen kaum nachweisbar sind und in der von vornherein globulitisch-wabigen Grundsubstanz des Knochens sekundär entstehen.

Es wurde schon oben erwähnt, daß die Beziehungen zwischen den Knochenkanälchen und der Grundsubstanz auf den meisten Schliffen schwer zu beobachten sind. Der Vergleich zahlreicher Schliffe jedoch, wo neben den Kanälchen auch die Grundsubstanzstruktur einigermaßen sichtbar ist, führte mich zur Überzeugung (welche übrigens auch durch das Studium der gequollenen Knochenschnitte [Fig. 31] bestätigt wird), daß die vertikalen Kanälchen in der Regel durch eine etwa 2—3 Waben dicke Grundsubstanz voneinander getrennt werden, und daß die zwischen den horizontalen Kanälchen der kanälchenreicheren Lamellen befindliche Grundsubstanz noch dünner ist, oft nur aus einer einzigen Wabenreihe besteht.

Wenden wir uns zur Betrachtung der Längsschliffe durch die Röhrenknochen (Fig. 1), so treffen wir, wie hervorgehoben, ein umgekehrtes Verhalten der Lamellen. Die Grundsubstanz ist nämlich in den kanälchenärmeren, meistenteils dickeren Lamellen (Fig. 1 *KnaL*) aus reihenweise angeordneten Alveolen und in den kanälchenreicheren (Fig. 1 *KnrL*) aus unregelmäßig angeordneten aufgebaut. Die Alveolenreihen sind hier nicht immer parallel der Lamellenoberfläche. Sehr oft verlaufen sie mehr oder weniger geneigt zu derselben (Fig. 1); dann sehen die einzelnen Alveolen rautenförmig aus, und bei schwächerer Vergrößerung täuschen solche Stellen das Bild von zwei einander kreuzenden Systemen paralleler Linien vor.

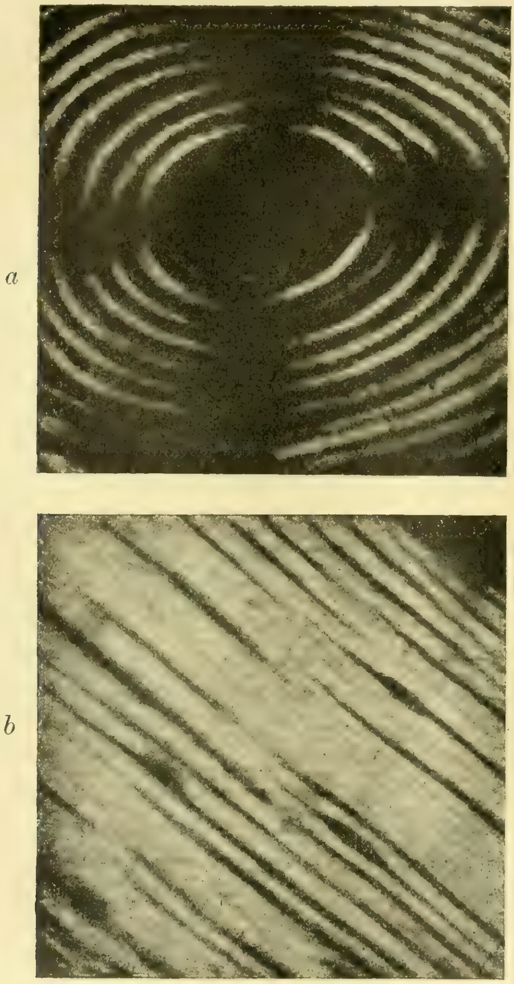
Die Bedingungen, unter welchen solch' faserig-wabige Strukturen entstehen, sind in mehreren Schriften BÜTSCHLIS (92, 98, 03) eingehend erörtert worden. Durch Ausziehen von Fäden aus wabig strukturierten Substanzen, z. B. aus Gelatine, konnte er feststellen, daß die Verlängerung der Wabenräumchen sowohl, wie ihre reihenförmige, bzw. kreuzstreifige Anordnung durch Dehnung verursacht wird. Sehr überzeugend und leicht ausführbar ist auch der Versuch mit Gummifäden, den ich nach den Vorschriften BÜTSCHLIS mehrmals mit Erfolg wiederholt habe. Behandelt man nämlich einige Stückchen von Gummiarabicum mit 60–70%igem Alkohol, so zerfließen sie in etwa 24 Stunden zu einer dicken, zähflüssigen Lösung. Beim Eintrocknen wird diese Lösung trüb; stark vergrößert, erscheint sie dabei sehr fein wabig strukturiert. »Das Trübwerden der eintrocknenden Tropfen beginnt fast augenblicklich nach dem Herausnehmen auf dem Objektträger; bei größeren Tropfen dauert es aber etwas längere Zeit, bis sie durch und durch schaumig und kreideweiß geworden sind. Bei feinen Fäden dagegen, wie man sie aus den zähen Lösungen leicht mit der Nadel ausziehen kann, ist die Schaumstruktur in sehr kurzer Zeit völlig entwickelt. Gerade das Studium solcher Fäden ist von großem Interesse« (BÜTSCHLI, 03, S. 217). Da die Struktur dieser Gummifäden, die allerdings eine typisch schaumige und nicht globulitisch-wabige ist, manchmal eine frappante Analogie mit der oben beschriebenen faserartigen Struktur der Knochenlamellen darbietet, so erlaube ich mir, aus der Abhandlung BÜTSCHLIS (03, S. 228) eine Beschreibung solcher Fäden hier anzuführen. In den Fäden, schreibt BÜTSCHLI, »tritt die längsfibrilläre Anordnung der Schaumwaben so prachtvoll hervor, wie ich sie bis jetzt bei künstlich hergestellten, schaumig-strukturierten Fadengebilden noch nie beobachtete. Wie es in derartigen längsfibrillären Schaumstrukturen regelmäßig der Fall ist, sind die Längsfibrillen,

d. h. die längsgereihten Wabenwände viel dicker als die sie verbindenden Querwände; erstere treten deshalb viel schärfer und stärker hervor. Wird die Struktur daher sehr fein, so sind die Querwände äußerst blaß und schwierig zu sehen. Man glaubt Fibrillen vor sich zu haben, und nur eine sehr genaue Untersuchung lehrt deren Querverbindungen kennen. Gleichzeitig mit der längsfibrillären Struktur macht sich häufig noch eine feine Querstreifung bemerkbar, welche von mehr oder minder regelmäßiger Querordnung der Wabenräume herrührt.« Auch eine kreuzstreifige Struktur wurde von BÜTSCHLI (03, S. 229) an der Oberfläche solcher Fäden gelegentlich beobachtet.

Schon V. EBNER (06) und GEBHARDT (01, 03) sind zur Auffassung gekommen, daß das faserige Aussehen der Knochengrundsubstanz durch die Spannungs- oder Dehnungsrichtungen verursacht werde. Das Studium der Gestalt der Knochenkörperchen, ebenso wie der Verlaufsrichtung der horizontalen Knochenkanälchen und der Alveolenreihen führt mich auch zum Schlusse, daß die benachbarten Knochenlamellen bei ihrer Entwicklung in verschiedenen, aufeinander etwa senkrechten Richtungen gedehnt wurden. Auch durch die Untersuchung der Knochenlamellen im polarisierten Lichte wird diese Annahme bestätigt.

In bezug auf die Anisotropie der normalen Knochenschliffe stimmen meine Beobachtungen mit denen V. EBNERS überein. Die gestreift erscheinenden Lamellen, d. h. auf den Querschliffen die kanälchenreicheren, auf Längsschliffen dagegen die kanälchenärmeren, brechen zwischen gekreuzten Nicols doppelt, hellen daher auf (Textfig. 1). Da die streifige Struktur der kanälchenreicheren Lamellen in einem HAVERSschen System circulär um den HAVERSschen Kanal orientiert wird, erscheinen diese Lamellen auf Querschliffen zwischen gekreuzten Nicols nur da hell, wo sie schief zu den Polarisationsebenen verlaufen. In der Richtung der Polarisationsebenen bleiben die beiderlei Lamellen dunkel, wodurch in jedem HAVERSschen System ein rechtwinkeliges, sehr deutlich sichtbares Kreuz entsteht (Textfig. 1 *a*). Der HAVERSsche Kanal mit Umgebung erscheint also zwischen gekreuzten Nicols genau wie ein Sphärokristall. Ein Längsschliff wird dementsprechend zwischen gekreuzten Nicols am hellsten, wenn er im Azimuthe ± 45 zu den Polarisationsebenen liegt (Textfig. 1 *b*). Die Tangentialschliffe durch die Knochenlamellen sind ebenfalls ausgesprochen doppelbrechend. Beim Einschalten eines Gipsplättchens Rot I O. kann man sich ohne Schwierigkeit überzeugen, daß die Doppelbrechung des Knochens eine positive ist im Sinne V. EBNERS. Vergleicht man jedoch den Querschliff durch ein Haverssches System mit einem Sphärokristall, so würde man ihn als negativ bezeichnen.

Diese Erscheinungen der Doppelbrechung werden uns verständlich, sobald wir annehmen, daß die kanälchenärmeren, auf Längsschliffen meistens breiteren Lamellen (Textfig. 1 *b*) in der Richtung der Röhrenknochenachse gedehnt sind. Deswegen verhalten sie sich in dieser Richtung wie die Gelatinefäden positiv doppelbrechend. Die kanälchenreicheren Lamellen dagegen (zuweilen etwa ebenso dick wie die andern



Textfig. 1 *a* und *b*.
Mikrophotogramme der Knochenschliffe eines Menschenfemurs zwischen gekreuzten Nicols. Vergr. 490. *a*, Querschliff, *b*, Längsschliff durch ein Haverssches Knochenlamellensystem.

[Textfig. 1 *a*], gewöhnlich aber viel dünner [Textfig. 1 *b*]), sind in circulärer Richtung um die Achse der Haversschen Kanäle gespannt und ebenfalls nur dann doppelbrechend, wenn der Schliff parallel der Dehnungsrichtung geführt ist. Der Grad der circulären Spannung scheint geringer zu sein als der der longitudinalen, weil die tangentialen Knochenschliffe, wo stets mehrere Lamellen übereinander liegen, in der Richtung der Knochenlänge positiv doppelbrechen[1].

Es ist nicht leicht, über die histogenetischen Prozesse, welche ein solches Alternieren zweier Dehnungsrichtungen im Knochen verursachen, etwas Bestimmtes zu sagen. Nach Gebhardt soll der Wechsel der Fibrillenrichtung in benachbarten Lamellen durch die dimensionalen Elastizitätsverhältnisse der Lamellen bedingt werden »derart, daß jede fertige Lamelle vermöge ihrer quer zur Faser größten Deformierbarkeit als Anlagerungsbasis für die nächste die neu sich anlagernden Fibrillen quer zur Richtung ihrer eignen auszurichten strebt« (06, S. 315). Diese Vermutung, welche bis jetzt allerdings durch keine Tatsachen bewiesen werden konnte, würde auch meiner Auffassung der Knochengrundsubstanzstruktur nicht widersprechen, wenn man nur den Ausdruck »Fibrillen« durch einen für meine

---

[1] Die von v. Ebner (82, 94) entdeckte Tatsache, daß der Charakter der Doppelbrechung in den ausgeglühten Knochenschliffen und in den entkalkten Knochenschnitten von Zusatzflüssigkeiten abhängig ist, habe ich ebenfalls beobachtet. Sowohl die ausgeglühten Schliffe als auch die entkalkten Schnitte erscheinen positiv doppelbrechend, wenn sie trocken, im Wasser oder im Alkohol untersucht werden. Setzt man aber zu dem absoluten Alkohol, in welchem die Schliffe bzw. die Schnitte sich befinden, tropfenweise Nelkenöl zu, so verlieren sie allmählich ihre Doppelbrechung und werden isotrop. In einer gewissen Mischung von Alkohol und Nelkenöl können sie beliebig lange Zeit einfachbrechend bleiben. Bei weiterem Zusatz von Nelkenöl tritt an ihnen zuerst stellenweise und schließlich in ihrer ganzen Fläche eine negative Doppelbrechung hervor. Bei einer nochmaligen Übertragung in Alkohol werden die Schliffe bzw. die Schnitte von neuem positiv doppelbrechend. Die Umkehrung der Polarisation kann man an einem und demselben entkalkten Knochenschnitte, ebenso wie an einem ausgeglühten Schliffe beliebig oft wiederholen.

Auf diese Erscheinungen der Polarisationsumkehrung will ich jedoch an dieser Stelle nicht näher eingehen, da ich zwischen ihnen und dem feineren Bau der Knochengrundsubstanz bis jetzt keine Beziehungen feststellen konnte. Auch v. Ebner, welcher in seinen früheren Arbeiten die Fähigkeit der ausgeglühten Knochen, den Charakter ihrer Doppelbrechung zu wechseln, für seine Theorie der Knochengrundsubstanzstruktur zu verwerten suchte, kommt nach seinen späteren Studien zur Annahme, daß diese Erscheinung im entkalkten Knochen nicht mit fibrillärer Struktur, sondern mit der chemischen Beschaffenheit des Gewebes zusammenhängen muß (94, S. 166, 7).

Anschauung mehr passenden, z. B. »Wabenreihen mit den zwischen ihnen differenzierten fibrillären Gebilden« ersetzt.

Der Wechsel der Spannungsrichtungen in benachbarten Knochenlamellen wird vielleicht auch dadurch etwas verständlicher, wenn wir bedenken, daß die benachbarten Lamellen, wie es später bei der Besprechung der Knochenhistogenese auseinandergesetzt wird, verschiedenen Ursprunges sind. Die kanälchenärmeren Lamellen nämlich werden vorwiegend aus der Knochengrundsubstanz, d. h. aus Umbildungsprodukten der Osteoblasten gebaut. Da aber das Wachstum der Röhrenknochen hauptsächlich in der Längsrichtung geschieht, so werden auch die betreffenden Lamellen in dieser Richtung gespannt. Die kanälchenreicheren Lamellen dagegen entstehen vorwiegend aus Resten der Osteoblastenlage selbst, nachdem diese Lage eine bedeutende Menge ihrer Substanz in die von ihr gebildete kanälchenärmere Lamelle abgibt. Durch eine solche Verminderung der Substanzmenge kann eventuell auch die Spannung der Osteoblastenlage in circulärer Richtung erklärt werden.

Sehr interessante Bilder, welche mit der von BÜTSCHLI (98, Atlas, Taf. XXVI, Fig. 4) in der Krebscuticula beschriebenen Struktur eine auffallende Ähnlichkeit zeigen, sieht man auf solchen Schliffstellen, wo die Lamellen schief getroffen sind (Fig. 3). Hier gehen die Züge der gestreiften Lamellen beiderseits ganz allmählich in die andern Lamellen über, wo sie eine mehr oder weniger deutliche bogige Struktur hervorrufen. Die Bögen zeigen mit beiderseits vom Stamm entspringenden Tannenzweigen eine gewisse Ähnlichkeit. Solche Bilder sind schon von MATSCHINSKY (95, S. 302), jedoch nur bei schwächeren Vergrößerungen, beobachtet und photographiert worden. Wie man sich bei stärkeren Vergrößerungen überzeugen kann (Fig. 3), bestehen alle beschriebenen Züge aus reihenweise angeordneten Waben, bzw. Globuliten. Die Erklärung solcher Strukturen kann einerseits in der Anordnung der Knochenkanälchen gesucht werden, welche in jedem Paar benachbarter Lamellen zueinander senkrecht orientiert sind, wobei aber die vertikalen Kanälchen an den Übergangsstellen in die horizontalen bogenförmig gekrümmt erscheinen (Fig. 41 *Knl*). Anderseits kann diese Struktur auch durch Dehnung der benachbarten Lamellen in zwei entgegengesetzte Richtungen hervorgerufen werden. Dabei bleiben diejenigen Partien der Grundsubstanz, welche an der Grenze zweier Lamellen liegen, nicht ausgedehnt und bilden einen Übergang zwischen den beiden verschiedenartig modifizierten Lamellenstrukturen.

Es bleibt uns noch übrig, die Schliffe durch die Knochenlamellen in der dritten Richtung, d. h. in tangentialen Schliffen von der Oberfläche zu betrachten. Wie ich schon früher gelegentlich bemerkt habe, erscheint die Grundsubstanz auch auf solchen Schliffen durchaus globulitisch-wabig (Fig. 4, 5 *Grs*). Die Gewißheit, daß es sich um richtige Flächenbilder handelt und nicht etwa um schief getroffene Lamellen, auf welchen die genannte Struktur, wie die Anhänger der Fibrillenlehre sagen würden, von schief durchgeschnittenen Fibrillen vorgetäuscht werden kann, bekomme ich, abgesehen von einer sorgfältigen Vergleichung der Präparate, auch dadurch, daß an den betreffenden Stellen die Durchschnitte der vertikalen Kanälchen (Fig. 4, 5 *Knl*) meistenteils nicht oval, sondern vollkommen rund aussehen.

An denjenigen Schliffen, wo die die Lamellen charakterisierenden Knochenkanälchen nicht sichtbar sind, bieten die beiderlei Lamellen in der Flächenansicht ganz ähnliche Strukturbilder dar. Die Struktur der Grundsubstanz ist hier entweder eine mehr oder weniger deutliche unregelmäßig wabige (Fig. 4) oder eine kreuzstreifige (Fig. 5). Die erstere Struktur kommt in der Regel an den Stellen vor, wo die Knochenlamellen offenbar keiner Zugwirkung unterworfen waren, worauf die rundliche Gestalt ihrer Knochenkörperchen hindeutet. Den abgerundeten Umrissen der Knochenkörperchen entspricht hier auch die rundlich-eckige Gestalt der Waben.

An andern Stellen dagegen, und zwar dort, wo die Knochenhöhlen in die Länge gezogen sind, erscheinen die Waben mehr oder weniger regelmäßig in Reihen angeordnet. Die einzelnen Waben sehen dabei gewöhnlich rautenförmig aus (Fig. 5) und sind mehr oder weniger in die Länge gezogen. In solchen kreuzstreifig erscheinenden Wabenmassen können die parallelen, sich kreuzenden Linien entweder in beiden Richtungen gleich scharf sein oder in einer Richtung viel schärfer als in der andern. Im ersteren Falle beobachten wir die beiden scharf hervortretenden, sich kreuzenden Streifensysteme in einer und derselben Ebene, im zweiten Falle sehen wir in einer Ebene nur ein Streifensystem scharf, ein zweites schärfer in den benachbarten Lamellen, das sich mit dem ersteren kreuzt. Die Kreuzung der Streifen tritt also hauptsächlich nur beim Heben und Senken des Mikroskoptubus deutlich hervor.

Die Art, wie solche kreuzstreifige Strukturen aus sechseckigen Alveolenwerken entstehen können, hat Bütschli (98, S. 191—195) an verschiedenen Modellen veranschaulicht. Dehnt man nämlich einen Kautschukschlauch mit einem darauf gezeichneten hexagonalen Wabensystem oder ein Stück Tüllnetz in einer gewissen Richtung, so werden die sechseckigen Netzmaschen im Sinne der oben beschriebenen regelmäßigen kreuzstreifigen Struktur umgestaltet. Die Bildung derselben Strukturen an der Oberfläche von gedehnten Gelatine- oder Gummifäden habe ich schon früher besprochen.

Die Beobachtung Gebhardts (01, Bd. XI, S. 398), daß »die fibrillären Elemente der Röhrchenwandungen in den Spongiosaröhrchen tangential und gleichzeitig sehr stark geneigt zur Achse verlaufen«, so daß dadurch zuweilen eine Art »spiraliger Umkreisung« der Röhrchen (auch der Haversschen Kanäle [Gebhardt, 05]) entsteht, ebenso die oben mitgeteilte Angabe Köllikers, daß diese faserigen Knochenelemente »mit der Achse des Haversschen Kanales einen Winkel von 45° bilden und untereinander in rechtem Winkel sich kreuzen«, lassen sich mit meiner Auffassung der kreuzstreifigen Knochenstrukturen recht gut in Einklang bringen. Die Konturen der hexagonalen oder rundlichen Waben nehmen bei Dehnung sowohl in der Längsrichtung des Röhrenknochens (kanälchenärmere Lamellen) als auch in der circulären Richtung (kanälchenreichere Lamellen) ein kreuzstreifiges Aussehen an, und zwar so, daß die sich kreuzenden Streifen zur Achse der Dehnung geneigt orientiert werden (vgl. auch Bütschli, 98, S. 192, Fig. 54, wo ein der Länge nach ausgedehnter Kautschukschlauch mit aufgezeichnetem Wabensystem abgebildet ist).

3. Die Struktur der sog. Knochenkanälchenscheiden.

Zur Beurteilung der Knochengrundsubstanzstruktur war es für mich von Interesse, auch den Bau der sog. Kanälchenscheiden zu untersuchen, welche nach ihrem Entdecker Neumann verdichtete, bzw. modifizierte Partien der verkalkten Grundsubstanz darstellen sollen. Diese Auffassung Neumanns wurde seitdem von den meisten Histologen geteilt und von Kölliker in sein Handbuch der Gewebelehre (89, S. 278) aufgenommen. Broesikes Angabe dagegen, nach welcher die Scheiden nicht nur durch größere Dichte, sondern auch chemisch von der Grundsubstanz verschieden sind, und zwar aus Keratin (82, S. 726), oder, wie er sich später ausdrückt, aus »den Hornstoffen im Sinne von Hoppe-Seyler« (86, S. 124) bestehen, hat in der späteren Zeit keine Bestätigung gefunden. Durch seine Verdauungsversuche bewies Smith (83) die Abwesenheit von Hornsubstanzen im Knochen und gelangte dabei sogar zu dem weitergehenden Schlusse, »daß die, den Bildungen des Ectoderms mit Einschluß des Nervensystems, eigentümliche, durch Unverdaulichkeit und durch Unlöslichkeit in ätzenden Alkalien von 1% charakterisierte Materie, welche Keratin genannt wird, in den vom Mesoderm stammenden Geweben nicht vorkommt« (83, S. 482).

Über die feinere Struktur der Kanälchenscheiden findet man in der Literatur keine genaueren Angaben. Der Grund davon beruht vielleicht zum Teil darauf, daß diese Gebilde äußerst fein sind, zum Teil aber auch darauf, daß sie gewöhnlich nicht in ihrer natürlichen Beschaffenheit, sondern an durch Verdauung oder Kochen halbzerstörten Schnitten studiert wurden. In jüngster Zeit hat FLEISCHMANN (06, 07) die Scheiden der Dentinkanälchen untersucht, wobei er zu ihrer Darstellung sowie der in ihnen verlaufenden Zahnfasern, die Methode von ZACHARIADÈS folgendermaßen modifiziert hat. Die entkalkten Knochenschnitte färbt er mit Safranin; hierauf erwärmt er sie in 40%iger Kalilauge auf dem Objektträger bis zur Auflösung der Grundsubstanz (FLEISCHMANN, 06, S. 298). Diese auch von v. EBNER (06, S. 298) empfohlene Methode scheint mir jedoch zur Darstellung der Scheiden der Knochenkanälchen, vielleicht wegen der bedeutenderen Feinheit der letzteren im Vergleich mit den Zahnfaserscheiden, nicht geeignet zu sein. Die von mir nach ZACHARIADÈS und FLEISCHMANN behandelten Schnitte getrockneter und entkalkter Knochen zeigten, nachdem die Grundsubstanz glasig-homogen, anscheinend flüssig wird, an einigen Stellen sehr schöne Gruppen von Knochenkörperchen (Fig. 38 *Knz*) nebst ihren miteinander anastomosierenden Ausläufern (*Knl*). Der ziemlich geradlinige Verlauf dieser Ausläufer gegenüber ihrem welligen Verlauf auf Knochenschliffen (Fig. 32 *Knlh*) läßt sich wohl durch eine starke Aufquellung der Grundsubstanz erklären, was eine Dehnung der Ausläufer hervorrief. Die rot gefärbten Ausläufer sind auf solchen Präparaten (Fig. 38 *Knl*) so fein, daß man sie keinesfalls für Kanälchenscheiden, sondern nur für die von mir schon oben erwähnten protoplasmatischen Reste der Knochenkanälchen halten kann. Ein Vergleich der Fig. 38 mit der ebenso stark vergrößerten Fig. 32, wo infolge der Fuchsininjektion nur die Kanälchenlumina und nicht die Scheiden gefärbt worden sind, kann dafür auch als Beweis dienen. Der Umstand, daß die Knochenkörperchen mit ihren Ausläufersystemen bei weitem nicht überall, sondern nur an einigen Stellen des Präparates erhalten blieben, stimmt mit meiner schon mitgeteilten Beobachtung überein, daß die protoplasmatischen Reste in ausgetrockneten Knochen nur stellenweise zu finden sind (Fig. 36).

Die Kanälchenscheiden bieten dagegen, wenn sie auf unzerstörten Knochenschliffen sichtbar sind, ein ganz andres Aussehen dar. Sie treten manchmal auch auf ungefärbten Schliffen sehr deutlich hervor (Fig. 6, 7 *Knsch*). Quer getroffen erscheinen sie dabei in Form eines stärker lichtbrechenden, das Kanälchenlumen umgebenden Ringes. Bei hoher Einstellung, wenn das mit Luft gefüllte Kanälchen als ein dunkler Punkt erscheint (Fig. 6 *Knl*), sind die Scheiden (*Knsch*) ganz hell, bei tiefer Einstellung (Fig. 7) dagegen dunkel. Auch von der umgebenden Grundsubstanz unterscheiden sich die Scheiden daher durch ihre stärkere Lichtbrechung (Fig. 6, 7, 8 *Knsch*).

Am besten kann man die Kanälchenscheiden an den mit Silbernitrat behandelten Knochenschliffen untersuchen. Betrachtet man nämlich mit starker Vergrößerung den optischen Längsschnitt durch ein entweder mit Kanadabalsam gefülltes (Fig. 42) oder noch Protoplasmareste enthaltendes (Fig. 43) Kanälchen, so sieht man, daß die Scheide (*Knsch*) nicht homogen ist, sondern aus einer Lage der das Kanälchenlumen umgebenden globulitischen Bildungen der Grundsubstanz besteht, welche ihrer Größe und Gestalt nach vollständig an die übrigen Globulite der Grundsubstanz erinnern, jedoch viel dunkler gefärbt sind. Zwischen dieser dunklen Globulitenlage und dem schwarzen perlschnurartigen Protoplasmafädchen (Fig. 43 *Pr*) beobachte ich oft noch hellere, rundliche Zwischenräume, von denen ich jedoch nicht mit Sicherheit behaupten kann, ob sie das Lumen des Kanälchens oder eine zweite Reihe von schwächer färbbaren Globuliten darstellen. Möglicherweise, ja wahrscheinlich, rühren jedoch diese blassen Zeichnungen nur von den höher oder tiefer liegenden Globuliten in der Wand der Kanälchenscheide her.

Es soll an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, daß auch v. Korff, dessen Ansichten über die Struktur der Knochengrundsubstanz von den meinigen so stark abweichen, in den ersten Entwicklungsstadien der Zahnfaserscheiden Bilder beobachtete, welche den oben beschriebenen ziemlich ähnlich zu sein scheinen. Sofort beim Eintritt des Protoplasmafortsatzes der Elfenbeinzelle in den Bereich der Dentinsubstanz, sagt v. Korff: »wird seine Außenfläche von einem scheinbar aus Körnern zusammengesetzten, membranartigen Saum umgeben, aus dem vermutlich die spätere Neumannsche Zahnfaserscheide hervorgeht« (06, S. 6).

III. Untersuchung des geglühten Knochens.

Nachdem ich in der Grundsubstanz der Haversschen Systeme anstatt der fibrillären eine wabig-globulitische Struktur gefunden hatte, war es für mich von Wichtigkeit, auch diejenigen Methoden nachzuprüfen, welche nach den Angaben früherer Autoren zur Darstellung der fibrillären Struktur besonders geeignet sein sollten. Eine dieser Methoden besteht im Auskochen, bzw. Ausglühen der Knochenschliffe, wobei, nach der Behauptung v. Ebners (87), die unverkalkten Fibrillen zerstört werden, und an ihrer Stelle in der Knochengrundsubstanz nur die aus anorganischer Kittsubstanz bestehenden Röhrchen bleiben, welche, mit Luft gefüllt, in Form von geraden Linien sehr deutlich hervortreten. Die Methode Broesikes, welcher die Knochenfibrillen durch unvollständiges Ausglühen der Schliffe deutlich zu machen versucht, ebenso wie die Kritik dieser Methode von Kölliker habe ich schon in der Einleitung besprochen.

Eine Wiederholung der genannten Methoden hat mich zum Schlusse geführt, daß der Knochen sowohl nach vollständigem als auch unvollständigem Ausglühen, abgesehen von den später zu erwähnenden, meiner Auffassung des Knochenbaues nicht widersprechenden Veränderungen, durchaus seinen ursprünglichen Strukturtypus bewahrt. Ich halte deswegen die Meinung Köllikers (86, S. 656), daß die Kalksalze des Knochens an die leimgebende Substanz gebunden sein müssen, für völlig berechtigt. Die von v. Ebner (87, S. 225) zur Bestätigung seiner Auffassung angeführten Angaben von Hoppe-Seyler und Krukenberg, nach welchen »eine chemische Verbindung der Erdsalze des Knochens mit der leimgebenden Substanz unwahrscheinlich« ist, scheinen nach den modernen Fortschritten auf dem Gebiete der physiologischen Chemie nicht mehr von so großer Bedeutung zu sein. Obgleich ich zu einer sicheren Entscheidung dieser Frage nicht kompetent bin, möchte ich hier doch anführen, was darüber in der letzten Auflage der physiologischen Chemie von Hammarsten steht. »Die Menge der organischen Substanz der Knochen«, lesen wir dort, »als Gewichtsverlust beim Glühen berechnet, schwankt etwa zwischen 300—520 p. m. . . . Die Frage, ob diese Substanz mit der Knochenerde chemisch verbunden oder nur innig gemengt vorkomme, ist nicht entschieden« (07, S. 437—8). Nicht ohne Interesse erscheint mir auch die in der Abhandlung Gebhardts (01, Bd. XII, S. 17) angeführte Angabe von Bredig, der »aus rein chemischen Gründen zu der Vermutung geführt wurde, daß der Kalk in den organischen Hartgebilden mindestens anfänglich in sog ‚colloidalem' Zustande gelöst, oder besser, unendlich fein suspendiert vorhanden sei.«

Für meine eignen Untersuchungen habe ich zum Teil fertige Knochenschliffe, zum Teil etwa 1 mm dicke Knochenplättchen mittels einer Bunsenflamme auf einem Platinbleche geglüht. Im ersteren Fall nimmt der Knochen innerhalb weniger Minuten eine rein weiße Farbe an, im zweiten erfordert der Prozeß etwa 45–60 Minuten. Aus den dickeren ausgeglühten Platten kann man bei gewissen Vorsichtsmaßregeln ebenso feine Schliffe anfertigen, wie aus ungeglühtem Knochen. Solche Schliffe sind zum Studium viel geeigneter als die nachher ausgeglühten, da sie nicht gefaltet sind wie die letzteren. Das Schleifen der ausgeglühten Knochen wurde teils von mir selbst, teils von der Voigt & Hochgesangschen Fabrik für Dünnschliffe in Göttingen ausgeführt.

Manche ausgeglühten Längsschliffe zeigen bei schwächeren Vergrößerungen, besonders an den Stellen, wo die Lamellen nicht deutlich ausgesprochen sind, und die von Kanadabalsam erfüllten Kanälchen nicht scharf hervortreten, ein Bild, das v. Ebners Auffassung zu bestätigen scheint. Der faserige Bau der Knochengrundsubstanz tritt hier oft sehr deutlich hervor; die faserartigen Züge verlaufen dabei parallel den Lamellenebenen. Bei stärkeren Vergrößerungen sieht man jedoch ohne Schwierigkeit, daß die ganze Struktur der Grundsubstanz durchaus globulitisch-wabig ist, wobei die Waben in horizontalen Reihen liegen.

Über die feineren Details der lamellösen Struktur im ausgeglühten Knochen habe ich nichts Besonderes zu berichten, da sie, wie gesagt, mit derjenigen der normalen Knochenschliffe vollständig übereinstimmt. Es soll nur bemerkt werden, daß die lamellöse Struktur in den ausgeglühten Schliffen meist nicht so scharf hervortritt wie im normalen Knochen. Die Ursache davon kann vielleicht darin liegen, daß ein ausgeglühter Schliff viel leichter und deshalb auch viel gleichmäßiger als ein normaler vom Kanadabalsam durchdrungen wird; vielleicht aber auch in der Zerstörung der organischen Substanz, welche, wie wir früher sahen, in den benachbarten Lamellen ungleichmäßig verteilt ist und neben den übrigen Faktoren das verschiedene Aussehen der Lamellen bedingen muß.

Dem Fehlen der organischen Substanz verdankt der ausgeglühte Knochen auch sein im Vergleich mit dem normalen stärkeres Lichtbrechungsvermögen. Die Struktur der Grundsubstanz tritt nämlich auf einem normalen Knochenschliffe ganz klar hervor, wenn er im Wasser eingeschlossen wird. Die ausgeglühten Schliffe sind dagegen unter denselben Bedingungen wegen der zu großen Differenz der Brechungsexponente vom Wasser und der Knochenerde zum Studium nicht ganz geeignet. Nur im Kanadabalsam, am besten aber in Olivenöl, können sie bequem untersucht werden.

Bei der Betrachtung von der Fläche bieten die Lamellen des normalen und des ausgeglühten Knochens genau dasselbe Aussehen dar. Man findet hier wie dort die schon oben geschilderten unregelmäßig-körnigen, faserigen oder kreuzstreifigen Strukturen, welche bei stärkeren Vergrößerungen sich als globulitisch-wabige erweisen.

Neben den Schliffen haben sich auch kleinste Fragmente ausgeglühter Knochen, wie sie durch Zerdrücken oder Zerreiben desselben erhalten werden, zur Untersuchung ganz geeignet erwiesen. Ein Stückchen solchen Knochens wird in einer Reibschale fein zerrieben und das so erhaltene weiße Pulver in Wasser oder Kanadabalsam, am besten aber in Olivenöl untersucht. Die kleineren Stückchen des ausgeglühten Knochens können auch sehr fein zerbröckelt werden, wenn man sie, wie mir Prof. Bütschli empfohlen hat, zwischen zwei Objektträger in einem Tropfen Kanadabalsam zerdrückt.

Das Studium solch feinster Fragmente ist deshalb wichtig, weil manche von ihnen nur aus wenigen Alveolenlagen bestehen, also die Struktur auf ihnen deutlicher hervortritt als auf den verhältnismäßig dicken Schliffen. Die Struktur der Grundsubstanz erscheint hier ebenfalls durch und durch globulitisch-wabig. Bei hoher Einstellung erscheinen die Globuliten hell und die Hohlräumchen dunkel (Fig. 10, 11), bei tiefer Einstellung umgekehrt das Globulitennetz dunkel und die Hohlräumchen hell (Fig. 13). Man kann auf solchen Präparaten die Knochenkanälchen nur dann unterscheiden, wenn sie Luft enthalten, die Grundsubstanz dagegen von Kanadabalsam durchdrungen ist (Fig. 10 *Knl*). Hier unterscheiden sich die Kanälchen durch ihre schwächere Lichtbrechung von der Grundsubstanz. Die Anordnung der Waben ist auf solchen Fragmenten entweder unregelmäßig (Fig. 13) oder schön faserig bzw. kreuzstreifig (Fig. 10). Ganz belehrend ist auch das Studium der Fragmentränder (Fig. 9, 10, 11, 13). Diese Ränder zeigen nämlich nichts, was man für abgebrochene Röhrchenenden halten könnte, sie sind vielmehr von den nach außen vorspringenden Globuliten gebildet, welche voneinander durch ovale Vertiefungen, Reste der Wabenräumchen, getrennt sind.

Zwischen den größeren und kleineren Fragmenten findet man in den Präparaten stets eine Anzahl freier Globuliten (Fig. 12, 14), die entweder einzeln oder in kleineren Gruppen vereinigt liegen. Ihre Form ist kugelig bis eiförmig, ihre Größe schwankt zwischen 0,3 und 1 μ. Die Globuliten sind durch teilweise Verschmelzung miteinander vereinigt, wobei zum Teil auch dickere oder dünnere Brücken zwischen ihnen gebildet sind (s. Fig. 11 u. 13). Wenn ich damit die Bilder des normalen (Fig. 1—5), oder noch besser des entkalkten Knochens (Fig. 15

bis 20) vergleiche, wo die globulitischen Knoten nicht immer so stark hervortreten, wo sie jedoch gewöhnlich durch längere Zwischenbrücken miteinander verbunden sind, so könnte man vermuten, daß die anorganische Substanz vorwiegend in den Globuliten, die organische in den die letzteren verbindenden Wabenwänden konzentriert sei.

Eine wesentliche Bestätigung findet diese meine Vermutung im folgenden Experiment. Wenn man eine ausgeglühte Knochenplatte nach dem vorher angegebenen Verfahren mit Fuchsin S. injiziert und nachher schleift oder zerbröckelt, so sind nicht nur die Knochenkanälchen, sondern auch die ganze Grundsubstanz rot gefärbt. An geeigneten, sehr dünnen Schliffstellen, ebenso wie an den feinsten Fragmenten bemerkt man, daß der Farbstoff sowohl in die Knochenkanälchen als auch in die Hohlräumchen der Grundsubstanz eingedrungen ist (Fig. 39). Die Erscheinung kann ich mir nur so erklären, daß die Grundsubstanz, welche früher aus voneinander vollständig abgetrennten Hohlräumchen bestand, nach dem Ausglühen, infolge der Zerstörung eines Teiles der Wabenwände einen mehr schwammigen Charakter angenommen hat. Die Knochenkanälchen können jetzt von den Hohlräumchen der Grundsubstanz nur dort unterschieden werden, wo sie ihrer Länge nach getroffen sind (Fig. 39 *c*, *e Knl*), oder an einigen besonders günstigen Stellen, wo sie dunkler als die Wabenräumchen gefärbt erscheinen (Fig. 39*e Knl*). Das letztere rührt wahrscheinlich davon her, daß die Farbmasse in die Kanälchen leichter als in die Hohlräumchen eindringt. Auf Querschnitten durch solche Kanälchen (Fig. 39 *b*, *Knl*) sieht man, daß ihre Lumina von rosettenartig angeordneten Globuliten umgrenzt sind. Auf Längsschnitten scheinen diese Globuliten beiderseits um das Kanälchen reihenweise zu liegen (Fig. 39*c Knl*), was dem Bilde der Kanälchenscheide, welches wir auf versilberten Schliffen beobachtet haben, vollständig entspricht. Auch das Kanälchenlumen ist daher hier in seinem Verlauf rosenkranzartig eingeschnürt (Fig. 39*c*).

Die Bilder, welche die von mir nach der Methode Broesikes angefertigten Knochenschliffe zeigen, stimmen mit meiner Auffassung ebenfalls gut überein. Es soll jedenfalls bemerkt werden, daß solche Schliffe im allgemeinen ganz undurchsichtig sind, so daß die Struktur der Grundsubstanz nur an einigen besonders dünnen Stellen deutlich hervortritt. Diese Struktur bietet dasselbe, entweder unregelmäßige oder kreuzstreifige, globulitisch-netzige Aussehen, welches wir auch an den normalen und den weiß ausgeglühten Knochen beobachtet haben. Ich finde auch an solchen Präparaten keine Spur von wirklichen, gleichmäßig dicken Fibrillen. Die scheinbaren Streifen bestehen aus reihenweise angeordneten Waben, bzw. Globuliten. Auf Fig. 45 habe ich eine besonders günstige Stelle eines bis zur Bräunung geglühten Schliffes bei stärkerer Vergrößerung in der dem Präparat entsprechenden Farbe abgebildet. Die obere Partie der Figur bietet das Strukturbild bei hoher, die untere dasselbe bei tiefer Einstellung. Aus der Vergleichung dieser beiden Bilder ergibt sich, daß das dunklere und hellere Aussehen der Strukturelemente auf solchen Präparaten nicht durch verschiedene Färbungsintensitäten, sondern durch die ungleiche Lichtbrechung der Wabenhohlräumchen und ihrer Wände verursacht wird. Die globulitisch-wabige Struktur tritt auf meinen braun geglühten Knochenschliffen stellenweise so deutlich hervor, daß mir nichts übrig bleibt, als anzunehmen, daß Broesike die bei höherer Tubuseinstellung dunkel aussehenden Wabenräumchen für Querschnitte und die bei tieferer Einstellung ebenfalls dunklen Globulitenreihen für Längsansichten von Fibrillen gehalten hat.

IV. Untersuchung des entkalkten Knochens.

1. Der erwachsene Knochen.

Die Schnitte durch entkalkten Knochen sind sowohl nach den Erfahrungen einiger früherer Autoren als auch nach meinen eignen zum Studium der feineren Strukturen nur selten geeignet. Durch den beim Schneiden der harten Grundsubstanz ausgeübten Druck des Mikrotommessers wird die Schnittoberfläche gewöhnlich stark beschädigt, was auch für die Untersuchung der weniger beschädigten mittleren Region des Schnittes ein wesentliches Hindernis bildet. Diese Unbequemlichkeit läßt sich durch Anfertigung von sehr dicken Schnitten, wo die mittlere Region unbeschädigt bleibt, vermeiden, auf solchen Schnitten tritt aber die Struktur bei den gewöhnlichen Untersuchungsmethoden nur äußerst undeutlich hervor. Die Struktur der Grundsubstanz wird jedoch ganz klar, sobald man einen dickeren Schnitt in ähnlicher Weise wie einen Schliff behandelt, d. h. nach der von Bütschli (98) für die Untersuchung colloidaler wabig strukturierter Substanzen ermittelten Methode zuerst nach der Überführung in absoluten Alkohol und Xylol rasch austrocknet (im Wärmschrank oder im Vacuum) und ihn hierauf in geschmolzenen Kanadabalsam einschließt. Wenn die Entkalkung des Knochens mit genügender Vorsicht durchgeführt wurde und die Knochensubstanz dabei keine merkliche Quellung erlitt[1], so erscheinen die Knochenlamellen gewöhnlich nicht so scharf voneinander abgegrenzt, wie auf den Schliffen durch den normalen Knochen. Diese Erscheinung, welche wir auch auf ausgeglühten Schliffen beobachteten, beruht wohl auf dem Aufhören der chemischen Differenz der beiden Lamellenarten. Im übrigen stimmt die Struktur solcher, in geschmolzenem Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitte überein mit der, welche wir schon nach den oben beschriebenen Untersuchungsmethoden am nicht entkalkten Knochen beobachtet haben.

---

[1] Ich entkalkte feine Knochenplatten in einer 1%igen Lösung von Salzsäure in 70°igem Alkohol, welche Flüssigkeit jeden Tag oder alle 2 Tage gewechselt wurde. Der Entkalkungsprozeß dauert in der Regel mehrere (bis zu 8—10) Tage.

Ein andres Mittel zur Verdeutlichung der Struktur entkalkter Knochenschnitte besteht darin, daß man sie bis zu einem gewissen Grade quellen läßt. Dies erreicht man, wenn man einen 20—30 μ dicken Schnitt nach Befreiung vom Celloidin etwa $1^1/_2$ Stunden lang in destilliertem Wasser auf 100° erhitzt. Dazu gebrauche ich ein offenes Probierröhrchen, welches in ein Wasserbad eingetaucht wird. Die besten Resultate erhielt ich jedoch durch 5 Minuten langes Erhitzen der Schnitte auf dem Wasserbad in 35%iger Essigsäure. Die so behandelten und nachher in Glyzerin eingeschlossenen Schnitte bieten schon bei schwächeren Vergrößerungen ein eigenartiges Aussehen dar (Fig. 30). Die Lamellen treten nun sehr deutlich hervor, ihre Grenzen sind jedoch nicht so scharf wie auf normalen Knochenschliffen. Die vertikalen Kanälchen erscheinen in Form von zarten, um den HAVERSschen Kanal (Fig. 30 *Hkn*) radiär angeordneten wellenartig, bzw. schraubig verlaufenden Linien. Dieser Verlauf der Kanälchen rührt jedenfalls von dem Aufquellen der Knochensubstanz her und ist nur bei einem gewissen Grad der Aufquellung deutlich; bei länger fortgesetztem Erhitzen des Schliffes nehmen die Kanälchen wieder einen mehr geradlinigen Verlauf an. Bei stärkerer Vergrößerung tritt auf solchen Schnitten (Fig. 31) die Struktur der Grundsubstanz (*Grs*) neben den Knochenkanälchen (*Knl*) sehr deutlich hervor. Von den Kanälchen erkennt man hier hauptsächlich ihre stärker als die Grundsubstanz brechenden Scheiden. Nur stellenweise findet man in der Mitte der gequollenen Scheiden ein äußerst feines, oft kaum sichtbares Kanälchenlumen. Der Verlauf von vertikalen und horizontalen Kanälchen, ebenso wie die Übergänge der ersteren in die letzteren, lassen sich hier ebenfalls ganz gut wahrnehmen. Ich habe schon früher erwähnt, daß solch gekochte Schnitte zur Beurteilung der Grundsubstanzmenge zwischen den Kanälchen geeignet sind. Zwischen den vertikalen Kanälchen ist die Grundsubstanz gewöhnlich ein bis drei Wabenreihen dick; in den kanälchenreicheren Lamellen, welche hier in Form eines dichten Filzes von Kanälchen erscheinen (Fig. 31 *KnrL*), ist die Grundsubstanz nur an einigen Stellen als eine Wabenreihe, welche zwei benachbarte Kanälchen trennt, zu beobachten. Die globulitischen Knotenpunkte sind an diesen Waben nicht so auffallend wie auf den nicht entkalkten Schliffen.

Schließlich habe ich auch das Verfahren nachgeprüft, auf welches die früheren Autoren (v. EBNER, 75, KÖLLIKER, 86) den sichersten Beweis der fibrillären Struktur der Knochengrundsubstanz gründeten. Wenn man nämlich die Oberfläche eines entkalkten Knochenstückes mit einem scharfen Skalpell oder besser mit einem Rasiermesser[1] vorsichtig schabt, so bekommt man sehr feine Bruchstücke der organischen Knochensubstanz, die zur Untersuchung der Strukturelemente oft ganz geeignet erscheinen. Daß durch dieses Verfahren die Strukturelemente nicht vollständig zerstört werden, folgt schon daraus, daß man zwischen den Bruchstücken auch schön erhaltene Knochenkörperchen mit fein verzweigten Ausläufern (obgleich nur selten) findet (Fig. 22). Vor dem Schaben empfiehlt es sich, die Knochenstücke mit Eisenhämatoxylin oder mit BLOCHMANNschem Gemisch (0,01%ige Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natrium in gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung) zu färben. Am besten erweist sich dabei das letztgenannte Gemisch, wenn man die Objekte in ihm etwa 24 Stunden liegen läßt.

Betrachtet man das Rißende eines abgeschabten dickeren Fetzens (Fig. 15), so bekommt man den Eindruck von Faserbündeln, welche vom Rande auf kürzere oder längere Strecken entspringen. Schon v. EBNER (76, S. 77) hat beobachtet, daß diese Bündel untereinander verflochten sind, so daß spitzere oder stumpfere rhombische Maschen entstehen, in welchen häufig die Durchschnitte von Knochenkanälchen zu sehen sind. Das Flechtwerk scheint (dem Autor) dadurch bedingt zu sein, »daß die unter spitzen Winkeln gegeneinander gerichteten Bündel gegenseitig Fibrillen austauschen«. Die Netzbilder finde ich auch auf meinen Präparaten sehr oft (Fig. 15), die Maschen der Netze entsprechen aber hier ganz genau den oben beschriebenen Alveolen oder Waben, welche jedoch durch das Schaben zum Teil gedehnt, zum Teil mehr oder weniger zerrissen wurden. Die länglichen Durchschnitte der Knochenkanälchen auf solchen Fetzen (Fig. 15 *Knl*) möchte ich nicht ausschließlich durch den welligen Kanälchenverlauf erklären, wie das v. Ebner tut, sondern in erster Linie durch die starke mechanische Dehnung beim Schaben, welche den gewöhnlich cylinderförmigen Kanälchen eine bandartige Gestalt verleiht. Die verdickten Knotenpunkte der Netze, welche hier überall vorhanden, obgleich nicht so auffallend stark wie an den Schliffen sind, sprechen entschieden für meine Auffassung. Die Ansicht, daß im vorliegenden Falle eine Verzweigung von Bündeln oder eine Überkreuzung von Fibrillen vorliegt, vermag das regelmäßige Auftreten von Knotenpunkten nicht zu erklären.

---

[1] Ich kann der Meinung BROESIKES, daß ein stumpfes Skalpell zum Schaben am geeignetsten sei (82, S. 756), durchaus nicht zustimmen. Je schärfer das Instrument ist, desto geringeren Druck braucht man auf die Knochenoberfläche auszuüben, und desto feiner und in ihrer Struktur weniger beschädigt werden die abgeschabten Bruchstücke.

An andern sehr feinen, aber weniger beschädigten abgeschabten Fetzchen (Fig. 16) gelang es, die Wabenstruktur mit großer Deutlichkeit zu beobachten. Die dunkelgefärbte Grundsubstanz (*Grs*) war hier von den hellen Knochenkanälchen (*Knl*) durchsetzt. Die Kanälchen scheinen oft durch feine quere Linien in viereckige Abteilungen zerlegt zu werden, welche Erscheinung jedoch höchstwahrscheinlich von den oberhalb bzw. unterhalb der Kanälchen liegenden Waben der Grundsubstanz herrührt.

v. Ebner beschreibt auf solchen Präparaten auch einzeln verlaufende Fibrillen, bemerkt aber dabei, »daß die Isolierung von Fibrillen auf längere Strecken nicht gelingt«, was nach ihm durch eine »eigentümliche Verflechtung der Bündel« verursacht wird (76, S. 77). Zuweilen gelang es auch mir, zwischen den abgeschabten Bruchstückchen längere oder kürzere fibrillenartige Gebilde zu beobachten (Fig. 15, 20, 21). Sie sind aber nie ganz glatt, wie v. Ebner beschreibt, sondern zeigen bei Untersuchung mit den stärksten Vergrößerungen und verengerter Blende knotenförmige Verdickungen (Knotenpunkte), welche entweder rund sind und in gleichen Abständen aufeinander folgen (Fig. 21), oder, an besonders stark gedehnten Fasern (Fig. 15), spindelförmig erscheinen und unregelmäßiger verteilt sind. Diese fibrillenartigen Gebilde entsprechen also vollkommen den oben beschriebenen Mittelwandzügen zwischen zwei Wabenreihen. Nicht selten findet man an den Knotenpunkten sogar Reste der von ihnen entspringenden queren Wabenwände, zuweilen auch ganze allseitig umrandete Waben. Die dunklere Färbung der Hohlräumchen einiger solcher Waben weist darauf hin, daß an ihnen auch die horizontal (d. h. in der Ebene des Objekttisches) liegenden Wabenwände erhalten blieben. Auf Fig. 17—21 sind verschiedenartige Übergänge zwischen solch fibrillenartigen und netzigen Gebilden mit größter Sorgfalt und Treue dargestellt. Was hier den Kanälchenscheiden und was der eigentlichen Grundsubstanz angehört, ist kaum möglich zu unterscheiden. Die wichtige Tatsache ist nur die, daß man überall Netze oder an den scheinbaren Fibrillen wenigstens Knotenpunkte findet, deren Vorhandensein der Annahme einer rein fibrillären Struktur bestimmt widerspricht. Die Möglichkeit, derartige Bilder durch Überkreuzung isolierter Fibrillen erklären zu wollen, womit die Anhänger der Fibrillenlehre sehr freigebig sind, ist völlig ausgeschlossen.

Ähnliche Bilder erhält man auch, wenn man Stückchen des entkalkten Knochens vor dem Schaben mit einer Macerationsflüssigkeit behandelt (Fig. 23). Dies Verfahren bietet jedoch keine Vorteile dar, sondern ist eher nachteilig, da die macerierten Knochenstückchen nicht mehr so fein geschabt werden können.

2. Die Histogenese des Knochens.

Über die Knochenhistogenese finden wir in der neuesten Literatur, wie ich schon in der Einleitung dargelegt habe, viele Angaben, die einander scharf widersprechen. Die Lehre A. Rolletts, nach welcher die leimgebenden Bindegewebsfibrillen »in einer formlosen Substanz, die an der Oberfläche der Zellen durch Umwandlung des Protoplasmas auftritt, durch eine Art ‚Prägung‘ entstehen«, wird von v. Ebner (06, S. 328) auch für die Zahnbein- und Knochengrundsubstanz angenommen. Flemmings Ansicht dagegen, daß die leimgebenden Fibrillen eine Modifikation der protoplasmatischen Fibrillen von Bindegewebszellen sind, und von letzteren unmittelbar ausgeschieden werden, fand für den Knochen eine gewisse Bestätigung in den Arbeiten Hansens und Studničkas, besonders aber in denen v. Korffs. Nach den Beobachtungen des letzteren Forschers (07) treten im ersten Entwicklungsstadium der Knochenbälkchen nur zahlreiche sich kreuzende Fibrillenbündel ohne färbbare Interfibrillärsubstanz auf. Erst auf einem weiteren Stadium erscheint eine färbbare, homogene, die Fibrillenbündel maskierende Zwischensubstanz, in welche wahrscheinlich die Kalksalze abgelagert werden. Schließlich meint Retterer, daß sich in der Knochengrundsubstanz überhaupt keine Fibrillen entwickeln.

Meine eignen Untersuchungen habe ich am Femur, der Tibia und der Fibula junger Mäuse ausgeführt. Die abgeschnittenen Extremitäten chloroformierter Tiere wurden von der Haut befreit und dann in konzentrierter wässeriger Sublimatlösung, in Hermannscher Flüssigkeit oder in 96%igem Alkohol fixiert. Die Zerlegung dieses Materials in dünne Schnitte (5 μ) gelingt ohne Schwierigkeit nach Einbettung in Paraffin. Zum Färben der Schnittserien leisteten das oben erwähnte

Blochmannsche Gemisch, ferner die Methoden Mallorys und Hansens die besten Dienste.

Das Wachstum der Röhrenknochen erfolgt, wie bekannt, sowohl der Dicke als auch der Länge nach, so daß man auf einem und demselben Längsschnitt durch jungen Knochen verschiedene Entwicklungsstadien beobachten kann. An der Übergangsstelle der Diaphyse in die Epiphyse oder an der sog. Ossifikationsfurche, wo die erste Anlage des Knochens sich bildet, finde ich stets eine Lage typischer Osteoblasten (Fig. 24 *Ostb*). Es sind dies gewöhnlich längliche Zellen, die etwa senkrecht zur Oberfläche der sich bildenden Knochenmasse orientiert sind. Von den umgebenden Bindegewebszellen (*Bgwz*) unterscheiden sie sich sowohl durch ihre Form als auch durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe. Mit Blochmannschem Gemisch nämlich werden die Bindegewebszellen tiefblau, die Osteoblasten dagegen grün. Die beiden Zellarten sind jedoch untereinander durch zahlreiche, zum Teil verästelte Ausläufer verbunden. An diesen feinen Verbindungssträngen kann man ebenfalls verschiedene Tinktionsfähigkeiten beobachten. Die Fortsätze, welche unmittelbar aus den Osteoblasten entspringen, sind zunächst rein grün; bei der Annäherung an die Bindegewebszellen werden sie allmählich blau. Zwischen den cylindrischen, rundlichen oder kolbenförmigen Osteoblasten finden sich gewöhnlich spaltförmige Intercellularräume, welche auch von feinen Zellbrücken durchsetzt werden. Trotz dem großen Unterschiede zwischen den zwei genannten Zellarten muß man wegen der zahlreichen vorhandenen Übergangsformen schließen, daß die Osteoblasten nichts andres als umgewandelte Bindegewebszellen sind. Nach innen von den dicht aneinander geordneten Bindegewebszellen des Periostes findet man hier und da (Fig. 24) einige freier liegende sternförmige Zellen, welche mit den Osteoblasten durch ein dichtes Ausläufernetz verbunden sind. Einige dieser Zellen erscheinen auf meinen Präparaten etwas heller blau als die Bindegewebszellen, die andern, ähnlich den Osteoblasten, grün gefärbt. Die Kerne der Bindegewebszellen sind verschiedenartig abgeplattet, die der Osteoblasten sind rundlich oder oval.

Abgesehen von den oben beschriebenen Zellverbindungen beobachte ich in der Regel noch lange fadenförmige Ausläufer dieser sternförmigen Zellen (Fig. 24 *a*), welche zwischen den Osteoblasten verlaufen und die Bindegewebszellen direkt mit der neugebildeten Knochensubstanz verbinden. Diese Ausläufer, welche an die von v. Korff beschriebenen Fasern einigermaßen erinnern, sind jedoch keine Bindegewebsfibrillen und nehmen keinen Anteil an dem Aufbau der Knochengrundsubstanz;

es sind vielmehr Zellausläufer, welche, nachdem sie in den Knochen gelangen, in dessen Kanälchen als Plasmafädchen verlaufen. Eine ähnliche Erscheinung haben wir auch im erwachsenen Knochen kennen gelernt, wo die Kanälchen nicht immer die in zwei benachbarten Lamellen liegenden Knochenzellen verbinden, sondern manchmal auch zwischen zwei weiter voneinander entfernten Zellen verlaufen, d. h. durch mehrere Lamellen vertikal hindurch ziehen. Auf diesem Stadium habe ich zwischen den Osteoblasten keine Spur von collagenen Fibrillen beobachtet, obgleich ich die für leimgebende Substanzen besonders geeigneten Farbstoffe verwendete.

Die der (nach der Methode Blochmanns) blaugefärbten Knochenmasse am nächsten liegenden Osteoblastenenden sind folgendermaßen differenziert. Die grüne Farbe der Osteoblasten geht hier allmählich in eine blaue über. Die in den übrigen Zellregionen undeutliche Plasmastruktur wird hier gestreift-wabig und geht ganz allmählich in die ebenfalls schön wabige Grundsubstanz des Knochens über (Fig. 24). Die Waben erscheinen in der jungen Knochengrundsubstanz stellenweise in vertikalen oder horizontalen Reihen, meistens sind sie jedoch unregelmäßig angeordnet. Hier und da findet man in der dunkelblauen Grundsubstanz hellere strangartige oder rundliche Flecke. Da die Stränge zuweilen von den Osteoblasten entspringen (Fig. 24), halte ich sie für dickere Knochenkanälchen und die rundlichen Flecke für Querschnitte derselben. Auf dem betreffenden Stadium besitzen die Knochenkanälchen noch sehr verschiedene Dicke. Die feinsten von ihnen sind an den mit Blochmannschem Gemisch gefärbten Schnitten nicht erkennbar.

Auf einem Tangentialschnitte durch die Lage der Osteoblasten (Fig. 25) erscheinen die letzteren (*Ostb*) in Form von sternartig verästelten, miteinander zusammenhängenden Zellen und bieten eine große Ähnlichkeit mit Knochenkörperchen dar. Sie stehen jedoch viel näher aneinander, und die Dicke ihrer Ausläufer ist sehr verschieden. Bei einer gewissen Einstellung gelingt es manchmal, zwischen den Osteoblasten, etwas nach innen von ihnen, die wabige Knochengrundsubstanz sichtbar zu machen (Fig. 25 *Grs*). Auf den nach Mallory behandelten Schnitten sind die Osteoblasten mit ihren Ausläufern violett, die Grundsubstanz dagegen ist hellblau gefärbt. Die letztere zeigt auf diesem Stadium, wo sie noch nicht verkalkt ist, einen etwas andern Charakter als auf Schliffen erwachsener Knochen. Obgleich die verdickten Knotenpunkte hier überall vorhanden sind (Fig. 27 *Grs*), erscheinen sie doch nicht so angeschwollen, so daß man hier eher von einer schaumig-wabigen als einer globulitisch-wabigen Struktur sprechen kann. Auf einem späteren Entwicklungsstadium, wo die Knochenmasse eine bedeutendere Dicke erreicht hat und wo sie wahrscheinlich schon mit Knochenerden imprägniert wird, sind die Globuliten viel kräftiger ausgebildet. Dieser Umstand bestätigt meine obige Vermutung, daß die Wabenwände vorwiegend aus organischen, ihre Knotenpunkte oder Globuliten vorwiegend aus anorganischen Substanzen bestehen.

Schon auf den ersten Entwicklungsstadien der Knochengrundsubstanz sind, wie gesagt, Züge von reihenweise angeordneten Waben zu beobachten (Fig. 25, 27 *Grs*). In den längsgerichteten Zügen von Wänden zwischen benachbarten Wabenreihen unterschied ich oft feinste, nach der Behandlung mit Blochmannscher Flüssigkeit viel dunkler als die übrigen Wabenwände gefärbte Linien (Fig. 27), welche an die Knochenfibrillen der Autoren lebhaft erinnern. Das sind, meiner Ansicht nach, fibrilläre, manchmal aber auch bandförmige Differenzierungsprodukte in den Wabenwänden. Ihre Dicke variiert in gewissen Grenzen, im allgemeinen sind sie aber äußerst fein, zuweilen sogar mit den stärksten Vergrößerungen kaum wahrnehmbar. Ähnliche Bildungen habe ich vor kurzem auch in der Grundsubstanz des Knorpels beschrieben (08, S. 245—7). Dort war die Erscheinung sehr leicht zu beobachten, weil die collagenen Fibrillen des Knorpels sich in einer aus Chondromucoiden bestehenden Substanz differenzieren, so daß sie bei Anwendung gewisser Farbstoffe als blaue Linien oder Netze in der braunen Grundsubstanz klar hervortreten. In der Knochengrundsubstanz dagegen, welche fast ausschließlich aus Collagen (Osseîn) besteht, scheinen die betreffenden Gebilde durch Verdichtung oder, nach dem Ausdruck von Rollett und v. Ebner, durch eine Art »Prägung« in dem Wabenwerk der Grundsubstanz entstanden zu sein, deshalb sind sie hier nur an der größeren Intensität ihrer Farbe von der Masse des letzteren zu unterscheiden.

Die obige Auffassung stimmt mit der Angabe v. Ebners insofern überein, als die fibrillären Differenzierungen des Knochens, meiner Ansicht nach, sich in der Grundsubstanz sekundär entwickeln. Im Gegensatz zur Lehre des genannten Forschers halte ich jedoch für sicher, daß solche »Knochenfibrillen« nicht in homogener, sondern in einer wabig strukturierten Masse gebildet werden und außerdem, daß sie in der globulitisch-wabigen Knochengrundsubstanz nur eine mehr oder weniger untergeordnete Rolle spielen.

An einer von der Epiphyse etwas weiter entfernten Stelle der Diaphyse, wo die Knochenlage dicker ist, kann man auch das Eindringen der Osteoblasten in die Knochenmasse, d. h. ihre Umwandlung in Knochenzellen verfolgen. Auf Fig. 26 ist eine solche Stelle eines Längsschnittes abgebildet, welcher nach der von SCHUBERG (03, S. 192—4) zum Nachweis der Zellverbindungen angegebenen Methode (wässerige Dahlialösung mit Essigsäure und darauffolgende Fixierung mit 10%igen Tannin- und 1%igen Brechweinsteinlösungen) gefärbt wurde. Die Osteoblastenausläufer sind hier ganz deutlich (*Knl*); man sieht, wie sie die ganze Lage der neugebildeten Knochengrundsubstanz (*Grs*) bis zum Perichondrium (*Prch*) durchsetzen. Charakteristisch sind die kegelartig ausgebreiteten Enden dieser Ausläufer. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich zu sein, daß gerade diese Ausläufer auf den Präparaten STUDNIČKAS mit Silber imprägniert und von ihm (07) als Fibrillenkegel beschrieben wurden, eine Vermutung, welche übrigens schon v. EBNER in bezug auf die von v. KORFF im Prädentin geschilderten pinselartig ausstrahlenden Fibrillen geäußert hat. v. EBNER hält nämlich (06, S. 306) diese Fibrillen »für Trugfasern, welche durch die reichlichen Fortsätze der jungen Odontoblasten vorgetäuscht werden«.

Die Osteoblasten sind an denjenigen Stellen, wo sie in die Knochenmasse eingehen, viel kleiner geworden (Fig. 26 *Ostb*); sie besitzen jetzt um den Kern nur eine geringe Protoplasmamenge. Ihre cylindrische Gestalt haben sie verloren, und ihre Umrisse sind sehr mannigfaltig geworden. Manchmal wird auch die Gestalt des Kernes entsprechend der der Zelle stark modifiziert. Ich habe an solchen Stellen auch amitotische Kernteilungsfiguren nicht selten beobachtet.

Die Ausläufer der Knochenzellen (Fig. 26 *Knl*) sind auf diesem Stadium noch nicht so gleichmäßig fein wie später. Hier und da erweitern sie sich zu lacunenartigen Ausbreitungen, von welchen die Kanälchen in verschiedenen Richtungen entspringen. Neben den vertikalen Knochenkanälchen begegnet man hier auch schon den horizontalen (Fig. 26 oben) und damit der ersten Andeutung von Knochenlamellen. Die horizontalen Kanälchen verlaufen meistens in einer und derselben Ebene; die Knochenzellen dagegen sind in der Knochenmasse unregelmäßig zerstreut. Daraus wird auch die oben beschriebene Erscheinung verständlich, die nämlich, daß die Zellen des erwachsenen Knochens nicht nur in kanälchenreicheren, sondern auch in kanälchenärmeren Lamellen liegen.

Die Grundsubstanz der nach SCHUBERG behandelten Knochenschnitte erscheint kaum gefärbt; doch bemerkt man in ihr in diesen Präparaten stellenweise eine ziemlich klar ausgesprochene Wabenstruktur mit oben genannten fibrillären Differenzierungen (Fig. 26 *Grs*).

Auf den beiden beschriebenen Stadien findet man keine fibrillären, in den Knochen aus dem Bindegewebe eintretenden Elemente. Solche sind aber in einer vom Ende des Röhrenknochens noch weiter gelegenen Region der Diaphyse vorhanden (Fig. 28). Hier sehen wir keine von den übrigen Bindegewebszellen scharf abgesonderte Osteoblastenlage. Die stark abgeplatteten, voneinander durch die dunkel gefärbte Grundsubstanz (*Bgg*) getrennten Bindegewebszellen (*Bgwz*) der äußersten Periostschicht gehen allmählich in die innere Lage der rundlichen, dicht aneinander gepreßten Osteoblasten (*Ostb*) über. Zwischen den letzteren verlaufen stellenweise schief zur Knochenoberfläche gerichtete, dunkelgefärbte Stränge (*Shf*), welche sich oft verzweigen und in die Grundsubstanz der äußeren Periostschicht (*Bgg*) übergehen. Die Dicke dieser Stränge ist sehr verschieden. Die dickeren von ihnen werden gewöhnlich als Sharpeysche Fasern bezeichnet. Die andern sind äußerst fein und oft von den Zellkonturen kaum zu unterscheiden. Diese feinsten Fasern werden bei der Aufnahme in die Knochengrundsubstanz wahrscheinlich zwischen die Wabenreihen eingelagert und erhalten dadurch ein mit den oben beschriebenen fibrillären Differenzierungsprodukten der Wabenwände ähnliches Aussehen. Die Sharpeyschen Fasern und die mit ihnen identischen feineren Fäserchen sind meiner Ansicht nach die einzigen fibrillär gebauten Elemente, welche bei der Entwicklung des Knochens vom Bindegewebe geliefert werden. Ihre Aufnahme geschieht jedoch nur in einer begrenzten Region des Röhrenknochens; sie fehlen, wie gesagt, an der frühesten Knochenanlage, und auch weiter in der Mitte der Diaphyse habe ich sie nur selten beobachtet. Die Eintrittsregion dieser Elemente scheint bei verschiedenen Knochen verschieden umfangreich zu sein. Ich habe wenigstens gefunden, daß sie am Femur einer neugeborenen Maus bedeutend geringere Ausdehnung besitzt als an der Fibula.

Ich glaube, daß es die eben beschriebenen feineren Sharpeyschen Fasern waren, welche v. Korff veranlaßt haben, seine Theorie der Bildung der Knochengrundsubstanz aus den Bindegewebsfibrillen aufzustellen. Auf die Tatsache, daß die von v. Korff beschriebenen Fasern nur an gewissen Stellen des sich bildenden Zahnbeines vorhanden sind, hat schon v. Ebner (06, S. 316) hingewiesen. Auch v. Korff selbst nimmt an (07, S. 521), daß der Eintritt der Fasern in die Knochenbälkchen ein räumlich begrenzter ist. Er bemerkt aber dabei, daß dieser Eintritt gerade an denjenigen Stellen zu beobachten ist, »wo ein ständiges Wachstum der Knochen erfolgen muß«. Bezüglich der von mir untersuchten Compacta des Röhrenknochens kann man jedoch kaum annehmen, daß das Dickenwachstum hier an verschiedenen Stellen verschieden intensiv sein soll. Außerdem haben wir gesehen, daß auch bei der Bildung der ersten Anlage der Knochengrundsubstanz keine Bindegewebsfasern beteiligt sind. Die Rolle der faserigen Bindegewebselemente darf also beim Aufbau der Knochengrundsubstanz als eine nicht wesentliche betrachtet werden.

Über die Struktur der Sharpeyschen Fasern habe ich, wie gesagt, keine speziellen Untersuchungen angestellt. Auf den eben besprochenen, mit Blochmannscher Flüssigkeit gefärbten Schnitten erscheinen jedoch die Querschnitte dieser Fasern (Fig. 28 *Shf*) so bemerkenswert, daß ich sie hier kurz besprechen will. Die gewöhnlich runde oder ovale, manchmal paarig bis gruppenweise angeordneten Querschnitte durch die Fasern erscheinen bei schwächerer Vergrößerung fein punktiert. Stärker vergrößert (Fig. 29 *Shf*), erscheinen aber die einzelnen Punkte miteinander durch feine, zuweilen kaum wahrnehmbare Linien verbunden. Dadurch entsteht das Bild eines Netzes mit verdickten Knotenpunkten, welches an eine wabige Struktur erinnert. Der Charakter des Netzbildes ist jedoch ein solcher, daß er auch als ein rein optischer, bei tiefer Einstellung entstandener gedeutet werden könnte, als das sog. tiefe falsche Netzbild, das Bütschli (98 S. 20) genauer erörtert hat. Diese meine Beobachtung läßt sich vielleicht auch mit folgender Angabe Köllikers in Zusammenhang bringen. Bei der Beschreibung der ausgeglühten Knochenschliffe bemerkt der genannte Forscher, daß an den dickeren Sharpeyschen Fasern »die lufthaltigen Röhrchen nicht immer als Kanälchen erscheinen, sondern auch nicht selten als Reihen lufthaltiger kleinster Vacuolen oder rosenkranzförmig aufgereihter, mit Luft erfüllter kleiner Hohlräume« (86, S. 668).

Abgesehen von den vorher erwähnten Untersuchungsmethoden habe ich einige Knochenschnittserien nach den Vorschriften Hansens mit Pikrinsäurefuchsin-Essigsäure gefärbt. Auch mit Hilfe dieser Methode, welche zum sicheren Nachweis collagener Fibrillen besonders geeignet sein soll, konnte ich meine obigen Beobachtungen nur bestätigen. Fig. 40 stellt einen Teil des nach Hansen gefärbten Querschnittes durch den Femur einer 9 Tage alten *Mus musculus* dar. Die Knochensubstanz ist hier schon stark entwickelt, und die auflösende Tätigkeit von Ostoclasten (*Ostcl*) hat bereits angefangen. Die Außenfläche der Knochenröhre (Fig. 40 links) ist von einer Lage dicht aneinander gepreßter Zellen bedeckt, welche ähnlich den auf Fig. 26 abgebildeten Osteoblasten plattgedrückt erscheinen. Außerhalb dieser Lage befindet sich eine Schicht von stark rot gefärbten, miteinander verflochtenen Bindegewebsfasern (*Bgf*). Keine einzige dieser Fasern aber durchbricht die Osteoblastenlage, keine einzige tritt in die Knochensubstanz hinein. Die innere Knochenfläche (Fig. 40 rechts) wird von einer Lage charakteristischer, cylinderförmiger, voneinander durch spaltförmige Intercellularräume getrennter Osteoblasten (*Ostb*) umhüllt. Weder zwischen diesen, noch zwischen den ihnen nächstanliegenden Markzellen (*Bgwz*) finde ich eine Spur collagener Bildungen. Alles ist hier auf meinen Präparaten gleichmäßig gelb gefärbt. Im Markraume des Mausfemurs, ebenso wie in den HAVERSschen Kanälen der von mir untersuchten, ebenfalls nach der Methode HANSENS behandelten Röhrenknochen erwachsener Katzen, sind rot gefärbte leimgebende Fasern überhaupt nur in sehr geringer Menge vorhanden.

Aus den im vorstehenden geschilderten Beobachtungen über die Histogenese des Knochens halte ich mich für berechtigt folgende Schlüsse zu ziehen:

1) Die Knochengrundsubstanz entsteht durch eine Umwandlung des Plasmas der gewöhnlich cylinderförmig ausgezogenen Partien von Osteoblasten.

2) Nachdem die Osteoblasten einen gewissen Teil ihres Plasmas zur Bildung der Grundsubstanz verbraucht haben, beginnt eine zweite äußere Osteoblastenlage Grundsubstanz zu bilden, wodurch die erste Lage von Osteoblasten in Form verästelter Knochenzellen von der Grundsubstanz völlig umhüllt und in sie aufgenommen wird.

3) In die sich bildende Knochensubstanz treten nicht nur die plasmatischen Ausläufer der dem Knochen unmittelbar anliegenden Osteoblasten hinein, sondern auch die der weiter entfernten, zu Osteoblasten noch nicht differenzierten Bindegewebszellen.

4) Die Grundsubstanz des Knochens besitzt von Anfang an eine wabige Struktur, in welcher sich in den bälkchenartigen Zügen zwischen den Wabenreihen feinste fibrillenartige Differenzierungen entwickeln können. Diese zuerst schaumig-wabige Struktur modifiziert sich später zu einer globulitisch-wabigen.

5) Außer den verschieden dicken SHARPEYschen Fasern, welche in gewissen Regionen in großer Zahl in den Knochen eintreten, nehmen keine andern, aus dem Bindegewebe stammenden faserigen Elemente am Aufbau des Knochens teil. Die feinsten SHARPEYschen Fasern werden in der Knochengrundsubstanz zwischen den Wabenreihen

eingelagert und können nebst den oben erwähnten fibrillenartigen Differenzierungen der Knochengrundsubstanz ein feinfaseriges bzw. fibrilläres Aussehen verleihen.

Triest, im Juni 1908.

Literaturverzeichnis.

92. H. Ambronn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops bei histologischen Untersuchungen. Leipzig.

03. S. Awerinzew, Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

82. G. Broesike, Über die feinere Struktur des normalen Knochengewebes. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXI.

86. — Über die sogenannten Grenzscheiden des Knochenkanalsystems nebst Bemerkungen über die Keratinsubstanzen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXVI.

92. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

94. — Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen und die Struktur von Cellulose- und Chitinmembranen. Verhandl. d. nat.-med. Vereins, Heidelberg. Bd. V.

98. — Untersuchungen über Strukturen insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig.

03. — Interessante Schaumstrukturen von Dextrin- und Gummilösungen. Sitzungsber. d. math.-phys. Kl. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss. München. Bd. XXXIII. H. 2.

74. V. v. Ebner, Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisierten Lichte. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-Nat. Kl. Bd. LXX. Abt. III.

75. — Über den feineren Bau der Knochensubstanz. Ebenda. Bd. LXXII. Abt. III.

82. — Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig.

87. — Sind die Fibrillen des Knochengewebes verkalkt oder nicht? Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIX.

94. — Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole. Sitzungsbericht d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Kl. Bd. CIII. Abt. III.

06. — Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CXV. Abt. III.

06. L. Fleischmann, Die Entwicklung der Zahnscheiden; gleichzeitig ein Beitrag zur Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LXVIII.

07. L. Fleischmann. Zur Bildung der Zahnbeingrundsubstanz. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. LXX.

01. W. Gebhardt, Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XI, XII.

03. — Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur. Ebenda. Bd. XVI.

06. — Über funktionell wichtige Anordnungsweisen d. feineren und gröberen Bauelemente des Wirbeltierknochens. Der Bau der Haversschen Lamellensysteme und seine funktionelle Bedeutung. Ebenda. Bd. XX.

07. O. Hammarsten, Lehrbuch der physiologischen Chemie. 6. Aufl. Wiesbaden.

99. F. C. C. Hansen, Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anzeiger. Bd. XVI.

86. A. Kölliker, Der feinere Bau des Knochengewebes. Diese Zeitschrift. Bd. XLIV.

89. — Handbuch der Gewebelehre. Leipzig.

06. K. v. Korff, Die Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LXVII.

07. Die Analogie in der Entwicklung der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere nebst kritischen Bemerkungen über die Osteoblasten- und Odontoblastentheorie. Ebenda. Bd. LXIX.

95. N. Matschinsky, Studien über die Struktur des Knochengewebes. Ebenda. Bd. XLVI.

08. M. Nowikoff, Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der »hyalinen« Knorpelgrundsubstanz. Diese Zeitschr. Bd. XC.

75—82. L. Ranvier, Traité technique d'histologie. Paris.

05. Ed. Retterer, Structure et histogenèse de l'os. Journ. Anat. Physiol. Paris. Année XLI.

89. J. Schaffer, Über den feineren Bau fossiler Knochen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Kl. Bd. XCVIII. Abt. III.

93. — Die Methodik der histologischen Untersuchung des Knochengewebes. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. X.

03. A. Schuberg, Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIV.

07. A. L. L. Seitz, Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien und dessen Bedeutung für das Wachstum und Umbildung des Knochengewebes im allgemeinen. Nova Acta. Abh. d. k. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. LXXXVII. Nr. 2.

83. H. E. Smith, Enthalten die Knochen Keratin? Zeitschrift f. Biologie. Bd. XIX.

99. A. Spuler, Beitrag zur Histogenese des Mesenchyms. Anat. Anzeiger. Bd. XVI. Ergänzungsheft.

89. O. van der Stricht, Recherches sur la structure de la substance fondamentale du tissu osseux. Archives de Biologie. T. IX.

06. F. K. Studnička, Über collagene Bindegewebsfibrillen in der Grundsubstanz des Hyalinknorpels, im Dentin und im Knochengewebe. Anat. Anzeiger. Bd. XXIX.

07. — Die radialen Fibrillensysteme bei der Dentinbildung und im entwickelten Dentin der Säugetierzähne. Ebenda. Bd. XXX.

07. H. Triepel, Die Anordnung der Knochenfibrillen in transformierter Spongiosa. Anat. Hefte. Bd. XXXIII.

89—90. P. A. Zachariadès, Recherches sur la structure de l'os normal. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Année 1889, p. 207, 245, 597, 632. Année 1890, p. 316.

93. — Note sur la structure de l'os. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie. Bd. X.

06. Ziegler, Studien über die feinere Struktur des Röhrenknochens und dessen Polarisation. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie. Bd. LXXXV.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

Bgf, Bindegewebsfasern;
Bgg, Grundsubstanz des Bindegewebes;
Bgwz, Bindegewebszellen;
Grs, Knochengrundsubstanz;
Hkn, Haversscher Kanal;
KnaL, kanälchenarme Lamelle;
Knl, Knochenkanälchen;
Knlh, horizontal verlaufende Knochenkanälchen;
Knlv, vertikal verlaufende Knochenkanälchen;
KnrL, kanälchenreiche Lamelle;
Knrp, Knorpel;
Knrpz, Knorpelzellen;
Knsch, Knochenkanälchenscheide;
Knz, Knochenkörperchen;
Ostb, Osteoblasten;
Ostcl, Ostoclast;
Pr, Protoplasmareste in den Knochenkanälchen;
Prch, Perichondrium;
Shf, Sharpeysche Fasern.

Tafel I.

Die Figuren aller vier Tafeln sind mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates (Mikroskop von Zeiss) entworfen.

Fig. 1. Mensch. Femur. Längsschliff in geschmolzenem Kanadabalsam. Apochrom. von Zeiss 2 mm. Apert. 1,30. Kompensationsocul. 12. Vergr. 1950. — Die Knochenlamellen eines Haversschen Systems. Die mit Luft gefüllten Knochenkanälchen sind hoch eingestellt und sehen dunkel aus.

Fig. 2. Mensch. Femur. Querschliff in geschmolzenem Kanadabalsam. Vergr. wie Fig. 1. — Teil eines Haversschen Lamellensystems. Die Knochenkanälchen sind nicht mit Luft gefüllt.

Fig. 3. Mensch. Femur. Tangentialschliff in geschmolzenem Kanadabalsam. Vergr. wie Fig. 1. — Schief getroffene Haverssche Lamellen. Bogenförmige Struktur der Grundsubstanz. Nur wenige Knochenkanälchen sind sichtbar.

Fig. 4, 5. Mensch. Femur. Tangentialschliff in geschmolzenem Kanadabalsam. Vergr. wie Fig. 1. — Die Knochenlamelle ist tangential getroffen. Die mit Luft gefüllten Kanälchen tief eingestellt. — Fig. 4 . Unregelmäßige Wabenstruktur der Knochengrundsubstanz. Fig. 5. Kreuzstreifige Wabenstruktur.

Fig. 6, 7. Mensch. Femur. Tangentialschliff in geschmolzenem Kanadabalsam. Vergr. wie Fig. 1. — Die Knochenkanälchenscheiden sind deutlich sichtbar. — Fig. 6. Kanälchen hoch; Fig. 7. Kanälchen tief eingestellt.

Fig. 8. Mensch. Femur. Längsschliff, weiß ausgeglüht, im Olivenöl. Apochrom. 2 mm. Ocul. 18. Vergr. 2925. — Tangentialschliff durch eine Knochenlamelle hoch eingestellt.

Fig. 9. Mensch. Femur. Längsschliff, weiß ausgeglüht, im Olivenöl. Vergr. wie Fig. 8. — Ein abgesprengtes Stückchen der Knochengrundsubstanz, tief eingestellt.

Fig. 10—14. Mensch. Fibula, weiß ausgeglüht, in einer Reibschale zersplittert, in verdünntem Kanadabalsam eingeschlossen. Vergr. wie Fig. 8. — Globulitisch-wabige Struktur der feinsten Knochenstückchen, sowie einzelne Globulite. — Fig. 10—12 hoch, Fig. 13—14 tief eingestellt.

Fig. 15—22. Mensch. Fibula, entkalkt, mit Blochmannschem Gemisch gefärbt. Die mit einem Rasiermesser abgeschabten Knochenpartien sind in Wasser eingeschlossen. Apochr. 2 mm. Ocul. 18. Vergr. 2925. — Fig. 15—21. Abgerissene Stückchen der Knochengrundsubstanz. Fig. 22. Ein isoliertes Knochenkörperchen mit verästelten Ausläufern.

Fig. 23. Mensch. Fibula, entkalkt, $^1/_2$ Stunde mit Eau de Javelle behandelt. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Im Glyzerin mit zwei Nadeln zerzupft.

Tafel II.

Fig. 24. Maus (neugebor.). Femur, entkalkt. Längsschnitt etwa 7 μ dick. Sublimat, Boraxkarmin, Blochmannsche Flüssigkeit. Apochrom. 2 mm. Ocul. 8. Vergr. 1300. — Die erste Anlage des Knochens. — Die Bindegewebszellen und die Knochengrundsubstanz sehen blau, die Osteoblasten grün aus. *a*, ein in die Knochengrundsubstanz eintretender Ausläufer der Bindegewebszelle.

Fig. 25. Maus (neugebor.). Femur, entkalkt. Längsschnitt etwa 10 μ dick. Sublimat, Boraxkarmin, Dreifachfärbung nach Mallory. Vergr. wie Fig. 24. — Die Osteoblastenlage ist tangential getroffen.

Fig. 26. Maus (neugebor.). Femur, entkalkt. Längsschnitt etwa 7 μ dick. Sublimat, Dahlia, Tannin, Brechweinstein (nach Schuberg). Vergr. wie Fig. 24. — Das Eintreten von Osteoblasten in die Knochenmasse und der Beginn der Lamellenbildung.

Fig. 27. Maus (neugebor.). Tibia, entkalkt. Tangentialschnitt. Alkohol 96°, Boraxkarmin, Blochmannsche Flüssigkeit. Apochrom. 2 mm. Ocul. 18. Vergr. 2925. — Wabenstruktur der Knochengrundsubstanz mit fibrillären Differenzierungen.

Fig. 28. Maus (neugebor.). Tibia, entkalkt. Querschnitt etwa 5 μ dick. Hermannsche Flüssigkeit, Safranin, Blochmannsche Flüssigkeit. Apochrom. 2 mm. Ocul. 4. Vergr. 650. — Die Sharpeyschen Fasern und deren Eintritt in den Knochen.

Fig. 29. Ein Teil der Fig. 28. Apochrom. 2 mm. Ocul. 18. Vergr. 2925. — Querschnitt durch zwei Sharpeysche Fasern.

Fig. 30. Mensch. Fibula, entkalkt. Ein in 35%iger Essigsäure 5 Minuten lang gekochter und im Glyzerin eingeschlossener Querschnitt. Objektiv von

Zeiss DD, Ocul. 3. Vergr. 425. — Ein Teil des Haversschen Lamellensystems.

Fig. 31. Ein Teil der Fig. 30. Apochrom. 2 mm. Ocul. 18. Vergr. 2925. — Die Knochenkanälchen sind hoch eingestellt. Die Wabenstruktur der Knochengrundsubstanz ist sehr deutlich.

Tafel III.

Fig. 32. Mensch. Femur, in einer $^1/_2$%igen alkoholischen Fuchsinlösung ausgetrocknet. Tangentialschliff durch eine Haverssche Knochenlamelle in verdünnten Kanadabalsam eingeschlossen. Apochrom. 2 mm. Ocul. 8. Vergr. 1300. — Die hoch eingestellten Knochenkanälchen sehen hell aus, die tief eingestellten dunkel.

Fig. 33. Mensch. Fibula, in einer $^1/_2$%igen alkoholischen Fuchsinlösung ausgetrocknet. Querschliff in verdünntem Kanadabalsam. Apochrom. 2 mm. Ocul. 4. Vergr. 650. — Die quer getroffenen Haversschen Knochenlamellen.

Fig. 34, 35. Mensch. Femur, in einer $^1/_2$%igen alkoholischen Fuchsinlösung ausgetrocknet. Tangentialschliff durch die Haversschen Knochenlamellen in verdünntem Kanadabalsam. Apochrom. 2 mm. Ocul. 4. Vergr. 650. — Fig. 34. Hoch eingestellt (eine kanälchenärmere Knochenlamelle mit vertikalen Kanälchen). Fig. 35. Etwa 8 μ tiefer eingestellt (eine kanälchenreichere Knochenlamelle mit vertikalen und horizontalen Kanälchen).

Fig. 36. Mensch. Fibula, entkalkt. Querschnitt. Methylenblau, Pikrinsäurefuchsin-Essigsäure nach Hansen, Kanadabalsam. Apochrom. 2 mm. Ocul. 4. Vergr. 650. — Vier Knochenkörperchen einer Haversschen Lamelle mit ihren Ausläufern.

Fig. 37. Mensch. Femur, in einer $^1/_2$%igen alkoholischen Fuchsinlösung ausgetrocknet. Querschliff in Olivenöl. Apochrom. 2 mm. Ocul. 8. Vergr. 1300. — Teil eines Haversschen Lamellensystems. Nur wenige der Knochenkanälchen sind mit Fuchsin gefüllt.

Fig. 38. Mensch. Fibula, entkalkt. Tangentialschnitt, mit Safranin gefärbt, in 35%iger Kalilauge erwärmt, in verdünnten Glyzerin eingeschlossen. Apochrom. 2 mm. Ocul. 8. Vergr. 1300. — Vier Knochenkörperchen mit ihren Ausläufern.

Fig. 39. Mensch. Fibula, weiß ausgeglüht, in einer $^1/_2$%igen alkoholischen Fuchsinlösung ausgetrocknet, zwischen zwei Objektträgern zerdrückt, in verdünnten Kanadabalsam eingeschlossen. Apochrom. 2 mm. Ocul. 18. Vergr. 2925. — *a*, einzelne Globulite; *b*, *c*, *d*, *e*, sehr feine, aus Globuliten bestehende Stückchen der Knochenmasse.

Fig. 40. Maus (9 Tage alt). Femur, entkalkt. Querschnitt, etwa 10 μ dick. Sublimat, Pikrinsäurefuchsin - Essigsäure nach Hansen. Kanadabalsam. Apochrom. 2 mm. Ocul. 4. Vergr. 650. — Die Knochengrundsubstanz wird hier ausschließlich von Osteoblasten geliefert.

Tafel IV.

Fig. 41. Mensch. Femur. Querschliff, mit Silber imprägniert, in geschmolzenem Kanadabalsam. Apochrom. 2 mm. Ocul. 8. Vergr. 1300. — Ein Teil des Haversschen Lamellensystems. Die Knochenkanälchenscheiden, ebenso wie die Protoplasmareste im Innern der Kanälchen sind dunkel gefärbt.

Fig. 42—43. Teile der Fig. 41. Apochrom. 2 mm. Ocul. 18. Vergr. 2925. — Knochenkanälchen mit ihren Scheiden.

Fig. 44. Mensch. Femur. Querschliff, mit Silber imprägniert, in verdünntem Kanadabalsam. Apochrom. 2 mm. Ocul. 8. Vergr. 1300. — Ein Teil des Haversschen Lamellensystems. Die kanälchenreichen Lamellen sind ebenso dunkel wie die vertikalen Kanälchen gefärbt.

Fig. 45. Mensch. Fibula. Tangentialschliff durch eine Haverssche Lamelle, braun geglüht, in verdünntem Kanadabalsam. Apochrom. 2 mm. Ocul. 12. Vergr. 1950. — Die Wabenstruktur der Knochengrundsubstanz; an der oberen Hälfte der Figur hoch, an der unteren tief eingestellt.

Bemerkung zu vorstehender Arbeit von M. Nowikoff

von **O. Bütschli.**

Ich halte es für angezeigt, zur Erläuterung der vorstehenden, zum Teil in meinem Institut und unter meiner tätigen Anteilnahme durchgeführten Untersuchung folgendes zu bemerken.

Vor einigen Jahren hatte ich eine Untersuchung über den feineren Bau der Knochen, insbesondere die Struktur der Grundsubstanz, begonnen, wozu ich ziemlich viel Präparate vom menschlichen Femur und den Schuppen von *Lepidosteus* anfertigte. Die Untersuchung wurde durch anderweitige Beschäftigungen unterbrochen. Da auch keine Aussicht blieb, daß ich sie selbst wieder aufnehmen könnte, war ich Herrn Dr. Nowikoff sehr dankbar, als er sich auf meinen Wunsch bereit erklärte, sich derselben anzunehmen. — Für beide Objekte war ich jedoch durch meine eignen Untersuchungen schon zu der Überzeugung gekommen, daß die Struktur der Grundsubstanz eine globulitisch-wabige sein müsse, was auch Dr. Nowikoff auf breiterer Grundlage bestätigte. Daß ich schon mit dieser Vermutung an die Frage herantrat, wird wohl das Ergebnis nicht beeinträchtigen.

Heidelberg, 13. September 1908.

Europäische Rhynchodemiden. I.

Von

Dr. Walther Ernst Bendl.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Czernowitz.)

Mit Tafel V und 1 Figur im Text.

Angeregt durch die Untersuchungen, die ich im vorigen Jahre an einigen Vertretern des Genus *Rhynchodemus* vorgenommen habe und deren Ergebnis nunmehr im Druck erschienen ist (vgl. Literaturverzeichnis, 1), beschloß ich, alle mir zugänglichen Formen dieses Genus einer sorgfältigen anatomischen und, soweit angängig, histologischen Untersuchung zu unterziehen, um mir einerseits über die Frage der Einheitlichkeit dieser nahezu über die ganze Erde verbreiteten Gattung, anderseits über die Beziehungen zwischen Organisation und geographischer Verbreitung einige Klarheit zu verschaffen. Der Erhaltungszustand der fast durchweg in Alkohol konservierten Tiere bringt es mit sich, daß ich von einer Bearbeitung des Nerven- und Excretionssystems von vornherein Abstand nehmen muß, zumal mir von den meisten Formen nur ein oder wenige Exemplare vorliegen. Aus ähnlichen Gründen war es mir leider auch nicht möglich, auf die jüngst erschienenen Ausführungen KOROTNEFFS bezüglich des Tricladenpharynx (3) einzugehen. Ich habe daher die bisherige Bezeichnungsweise beibehalten und mich fast ausschließlich der Terminologie v. GRAFFS (2) bedient.

Unter den drei in der vorliegenden Arbeit untersuchten europäischen Species fanden sich zwei neue, die ich nach den Herren benannte, welche sie gesammelt haben.

Die Untersuchungsmethoden waren dieselben wie bei meiner früheren Arbeit (1, p. 525 u. 526).

Den Herren Hofrat Prof. Dr. L. v. GRAFF und Prof. Dr. L. BÖHMIG spreche ich meinen wärmsten Dank für die Überlassung des wertvollen Materials aus, ebenso meinem Kollegen Herrn Dr. A. Meixner (Graz) für die Übersendung desselben. Herrn Prof. Dr. C. Zelinka (Czernowitz) bin ich für die liebenswürdige Erlaubnis zur Benutzung von Instrumenten und Sonderdrucken aus seinem Privatbesitze zu besonderem Danke verpflichtet.

Rhynchodemus terrestris (Müll.).

(Habitusbild Fig. 1, anat. Abb. Fig. 2.)

Das junge Exemplar ist 3,3 mm lang und im Maximum 0,9 mm breit und 0,8 mm dick. Die Gestalt ist gedrungen, die Körperenden stumpf abgerundet, der Körper gegen die Ventralseite mäßig gekrümmt. Da Augen äußerlich (übrigens auch später an den Schnitten) nicht auffindbar und ebenso Mund- und Geschlechtsöffnung selbst bei starker Lupenvergrößerung nicht festzustellen waren, konnten erst durch die anatomische Untersuchung Vorder- und Hinterende festgestellt werden.

Die Farbe des Tieres ist in Alkohol sahnefarbig (cremeus), in Xylol (s. Fig. 1) schwefelgelb (sulphureus). Diese Färbung ist über den ganzen Körper gleichmäßig verbreitet. Kriechsohle und Sinneskante sind äußerlich nicht markiert.

Integument.

Epithel. Das dorsale Körperepithel hat eine Höhe von 16—20 μ, das Epithel der Kriechleiste ist 16 μ hoch. v. Graff (2, p. 50) findet für *Rh. terrestris* die Zahlen 0,024, bzw. 0,016 mm.

Rhammiten und Chondrocysten sind in der für *Rh. terrestris* typischen Weise vorhanden.

Dasselbe gilt für die Verteilung der Hautdrüsen.

Verdauungsapparat.

Der Mund liegt in der Mitte der Pharyngealtasche, wie es v. Graff (2, p. 97, Anm. 6a, tab. XLVIII, fig. 6) angibt. Die Pharyngealtasche mißt im Verhältnis zur Körperlänge 0,15. v. Graff gibt (2, p. 98, Anm. 4) die Zahl 0,14 an.

Der Pharynx ist typisch cylindrisch und in der Ruhe horizontal gestellt (vgl. v. Graff, 2, p. 101, Anm. 4a). Ein Sphincter am Mundrohr ist bei meinem Exemplare nicht ausgebildet. Hingegen sind die von v. Graff (2, p. 108) erwähnten Erhebungen des Epithels am inneren Ende des Mundrohres wohl zu erkennen. Auch in unserm Falle wird ein Oesophagus vorgetäuscht, wie dies v. Graff für *Rhynchodemus scharffi* (2. p. 111, tab. XLVI, Fig. 10) und *Amblyplana fusca* (2, tab. LII, Fig. 7) konstatiert hat. Es handelt sich ebenso wie dort um eine Kontraktionserscheinung. Dies gibt sich auch darin kund, daß diese Partien der inneren Pharynxwand in mehrere Falten gelegt sind; histologisch herrscht aber völlige Übereinstimmung mit den benachbarten Gebieten des Pharynx, so daß von einem echten Oesophagus nicht gesprochen werden kann.

Muskulatur.

In bezug auf den Hautmuskelschlauch und die Parenchymmuskulatur herrscht völlige Übereinstimmung mit *Rh. terrestris.*

Genitalapparat.

Die Keimstöcke liegen 460 μ vom Vorderende entfernt, messen in der Längsrichtung 100 μ, quer 110 μ und in der Höhe 80 μ und sind wohl entwickelt.

Von den Oviducten waren nur die Ursprungsstelle (an der Ventralseite der Keimstöcke), ein kurzes Stück des weiteren Verlaufes und der seitlich in den Drüsengang mündende Endabschnitt zu sehen.

Die Dotterstöcke befinden sich noch in den Anfangsstadien der Entwicklung, sie erscheinen »in Gestalt einzelner durch das ganze Parenchym zerstreuter Zellen« (v. Graff, 2, pag. 155, tab. XLVIII, fig. 5, *do* und do_1).

Die Hoden weisen die für *Rh. terrestris* typische Anordnung auf und enthalten bereits reifes Sperma.

Die Vasa deferentia sind nur in der Gegend ihrer Einmündung in die Samenblase deutlich erkennbar, soweit dies aus Fig. 2 ersichtlich ist. Doch müssen sie bereits vollständig ausgebildet sein, da ich sowohl in den äußeren »Samenblasen« wie in der Vesicula seminalis Spermamassen vorfand.

Der Copulationsapparat (Fig. 2) ist auffallend klein und noch nicht völlig entwickelt. Er liegt knapp hinter der Pharyngealtasche (*pht*), deren hintere Wand (*phtw*) im Schema durch eine Linie angedeutet ist. Die Geschlechtsöffnung ist noch nicht zur Ausbildung gelangt, wir finden aber, daß von der untersten Wandpartie des Atrium genitale sich das Epithel gegen die Ventralseite zu fortsetzt, so daß hier auf dem Längsschnitt zwei knapp aneinander liegende Zellreihen erscheinen, die jedoch das ventrale Körperepithel nicht erreichen, sondern im Parenchym endigen. Der bereits ausgebildete proximale Teil des Atrium genitale (*ag*) erinnert in seiner Form außerordentlich an die entsprechenden Partien bei *Rh. terrestris.* Wir finden einen steil nach hinten und ventral gerichteten Raum, der nicht in einen männlichen und weiblichen Teil geschieden ist. Dorsoventral mißt das Atrium genitale 180 μ, längs 140 μ, quer 210 μ.

Verhältnismäßig gut entwickelt ist der steil gestellte Penis im engeren Sinne (*p*). Und gerade hier finden sich Verhältnisse, welche mit den bei *Rh. terrestris* herrschenden nicht recht im Einklange zu stehen scheinen. Während dort (1, tab. XXXI, fig. 9) ein recht langer Ductus ejaculatorius den Penis durchbohrt, finden wir bei unsrer Form, daß sich der Ausspritzungskanal (*de*) kurz vor seiner Mündung zu einer langgezogenen Blase erweitert. Diese Blase (*ves*) zeigt ein höheres Epithel als der Endabschnitt des Ductus ejaculatorius. Bei *vd′* verengt sich die Blase wieder, und hier münden, wie ich allerdings nur mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen darf, die beiden Vasa deferentia, deren eines (es ist das rechte, *vd*) ich gezeichnet habe, soweit es verfolgt werden konnte. Es wendet sich in einem Bogen nach vorn und unten, erweitert sich hier zu einer mit Sperma gefüllten Blase (*ves′*), die ich den »äußeren Samenblasen« bei *Rh. terrestris* vergleiche (1, tab. XXXI, fig. 9, *ves′*), und ist dann noch durch eine kurze Strecke zu verfolgen.

In die hintere Partie des Atrium genitale mündet die Vagina (*va*), ein ungefähr 100 μ langes, 8 μ weites Rohr, das in einer schwach **S**-förmigen Kurve caudad nach oben ansteigt und in den gleich weiten, 40 μ langen Drüsengang (*drg*) übergeht. Von dessen hinteren Ende zieht ein kurzer Blindsack nach hinten, während von seiner dorsalen Mitte ein wohlgebildeter »Uterus« (*rec*) entspringt, der in leichten Krümmungen 160 μ lang, gegen oben und vorn ansteigt und in unmittelbarer Nähe der Penisbasis blind endigt. Ein Ductus genito-intestinalis, wie er bei geschlechtsreifen Individuen von *Rh. terrestris* zu finden ist, fehlt. Bei *od′* münden von den Seiten her die beiden Oviducte, die von hier aus nur ein kurzes Stück zu verfolgen waren.

Im Atrium genitale finden wir an derjenigen Stelle der ventralen Wand, welche der Ventralseite am meisten genähert ist, ein zum Teil in Falten gelegtes Cylinderepithel von ungefähr 4 μ Höhe. Gegen die Seitenwände zu wird dieses Epithel etwas niedriger und kubisch, gegen die Basis des Penis zu platt und 2 μ hoch. Das Plattenepithel, das die Außenwand des Penis bedeckt, ist kaum 1 μ hoch, zeigt aber noch sehr schöne Zellkerne, die niedrige Auftreibungen des Epithels verursachen. Der Ductus ejaculatorius hat kubisches Epithel, die darauffolgende Erweiterung (*ves*), die ich für die Samenblase halte, ein zur Zottenbildung neigendes Cylinderepithel von 4—6 μ Höhe. Die Vasa deferentia weisen ein schönes kubisches Epithel von 3 μ Höhe auf, die Vagina, der Drüsengang, der »Uterus« und die benachbarten Teile der Oviducte ein solches von 4 μ Höhe.

Der ganze weibliche Trakt ist mit schönen langen Cilien ausgekleidet, die gegen die blinden Enden der Kanäle gerichtet erscheinen, wie dies schon v. Graff bei *Rh. terrestris* dargestellt hat (2, tab. XLVIII, fig. 4).

Die Muskulatur des Copulationsapparates ist noch nicht zur vollen Ausbildung gelangt, die Fasern sind durchweg sehr zart. Am Atrium genitale finden wir nur eine einfache Lage Ring- und zwei bis drei Lagen Längsfasern, der Penis zeigt jedoch schon die bekannte Anordnung der Muskulatur, die ich bereits in meinem Schema des zur Reife gelangten Copulationsapparates von *Rh. terrestris* dargestellt habe (1, tab. XXXI, fig. 9). Den Bulbus penis begrenzen außen etwas kräftigere Längsfasern in mehrfacher Lage. Der gesamte weibliche Trakt wird von einer einfachen, nur stellenweise deutlich erkennbaren spärlichen Ringmuskulatur umhüllt, die im Gebiete der Vagina von einzelnen Längsfasern begleitet wird.

Die kleinen Drüsen, welche die Vagina umhüllen und in dieselbe einmünden, waren mit einiger Mühe wohl zu erkennen (*vadr*). v. Graff hat dieselben abgebildet (2, tab. XLVIII, fig. 2, *afdr*) und ich habe sie in meinem Schema eingezeichnet (1, tab. XXXI, fig. 9, *vadr*). Die Schalendrüsen (*dr*) sind recht gut entwickelt. Das Epithel der von mir als Vesicula seminalis (*ves*) bezeichneten Erweiterung des Ductus ejaculatorius weist zwar bei der vorliegenden Jugendform nicht jenen drüsigen Charakter auf, der sich beim geschlechtsreifen *Rh. terrestris* vorfand (1, p. 550), doch zweifle ich nicht, daß mit eintretender Reife das, wie oben (S. 54) erwähnt, zur Zottenbildung neigende, verhältnismäßig hohe Epithel dieser Stelle die Fähigkeit drüsiger Secretion erlangen könnte.

Es ist nun nicht allzu schwer, die volle Übereinstimmung des Copulationsapparates der in Frage stehenden Form (Fig. 2) mit demjenigen des typischen geschlechtsreifen *Rh. terrestris* (1, tab. XXXI, fig. 9) darzutun. Die ganze Anordnung des Atrium genitale, des Penis, des gesamten weiblichen Abschnittes ist in beiden Fällen die gleiche. Denken wir uns das Atrium genitale unsrer Jugendform durch den schon andeutungsweise erkennbaren Durchbruch der Geschlechtsöffnung vervollständigt, den Penis durch Wachstum gestreckt, wodurch auch eine Verlängerung des Ductus ejaculatorius herbeigeführt würde, sowie die beiden Ductus genito-intestinalis, die wohl überhaupt erst bei vollendeter

Geschlechtsreife auftreten dürften, gebildet, so haben wir den typischen Copulationsapparat von *Rh. terrestris* vor uns. Der gewaltige Größenunterschied fällt hierbei wohl weniger ins Gewicht, zumal eben die eine Form ein recht junges Tier ist, das wohl bis zur Erlangung der Geschlechtsreife noch bedeutend gewachsen wäre, und anderseits Ernährungsverhältnisse auf das Größenwachstum einen bedeutenden Einfluß haben.

Vielleicht hätte ich aber dennoch gezögert, die vorliegende Form mit solcher Bestimmtheit für einen *Rh. terrestris* zu erklären, wenn nicht auch die übrige Organisation, soweit sie untersucht werden konnte, so deutlich darauf hinwiese, daß wir es mit diesem weitverbreiteten europäischen *Rhynchodemus* zu tun haben. Somit wäre zum erstenmal — soweit mir bekannt — das Vorkommen von *Rh. terrestris* auf der Balkanhalbinsel (s. unten) festgestellt.

Fundort: Das Exemplar hat Herr Dr. Carl Graf Attems-Petzenstein (Wien) am Trebević in Bosnien am 4. X. 1901 gefunden. Auf meine Bitte gab mir der genannte Herr in liebenswürdigster Weise nähere Auskünfte, denen ich folgendes entnehme: Der Trebević ist ein 1627 m hoher, bei Sammlern bekannter Berg südlich von Sarajewo. In seinen unteren Partien ist er teils kahl, teils von Buschwald bedeckt. Weiter oben ist schöner gemischter Laubwald, überwiegend Buchen. Aus diesem Walde, etwa in halber Bergeshöhe, stammt, soweit sich der genannte Forscher erinnern kann, das Tier.

Rhynchodemus attemsi n. sp.

(Habitusbilder Fig. 3 u. 4, anat. Abb. Fig. 5 *a*, *b* u. Fig. 6 und Textfig. S. 60.)

Von dieser neuen Species liegen mir zwei Exemplare vor. Das größere ist 14 mm lang, 3 mm breit und 2 mm dick, für das kleinere fand ich 6,5, 1,8 und 1,6 mm. Das erstere wurde im ganzen in Längsschnitte zerlegt, während von den vorderen Partien des kleineren eine Querschnittserie angefertigt wurde. Die Figuren 3 und 6 sowie die Textfigur S. 60 beziehen sich auf das größere, die Figuren 4 und 5 *a* u. *b* auf das kleinere Individuum.

Wie aus den Habitusbildern Fig. 3 u. 4 hervorgeht, ist der Körper der beiden Individuen dorsoventral eingerollt, so daß Vorder- und Hinterende einander stark genähert erscheinen. Dieser Umstand im Vereine mit einer entsprechenden Kontraktion der Körpermuskulatur bewirkt eine auffallende Querrunzelung, wie eine solche an konservierten Exemplaren von *Rh. terrestris* gewöhnlich auftritt. Die Tiere erinnern überhaupt sehr an diese verbreitetste einheimische Species und wurden auch von mir vor der anatomischen Untersuchung dafür gehalten.

Der Körper ist plump, das Vorderende stumpf zugerundet, das Hinterende gerade abgestutzt. Der Querschnitt ist subcylindrisch, der Rücken ziemlich flach, die Seiten abgerundet, die Ventralfläche wenig gewölbt (Fig. 5*a* u. *b*).

Die Kriechsohle ist äußerlich nicht mit genügender Deutlichkeit zu erkennen. Allerdings erscheint die Mitte der Ventralseite etwas heller gefärbt, aber dieser Farbton grenzt sich gegen die nachbarlichen Teile der Ventralseite nicht scharf ab. An den Querschnitten durch das kleinere Exemplar (Fig. 5*a* u. *b*) erkennt man die Form und Abgrenzung der Kriechleiste. Im vordersten Körperabschnitt (Fig. 5*a*) ist die Kriechleiste (*kl*) schwach rinnenförmig gestaltet, besonders in der Augenregion. Hier nimmt sie kaum $^1/_3$ der Ventralseite ein und wird beiderseits von der schmalen Sinneskante (*sk*) begrenzt und ein Stück vor den Augen, an ihrer Vorderspitze, auch umrandet. Gegen rückwärts zu verbreitert sich die Kriechsohle rasch, und etwa 1 mm hinter der Vorderspitze des Körpers (Fig. 5*b*) nimmt sie bereits einen großen Teil, etwa $^3/_4$, der Ventralseite ein und scheint damit ihre größte Breite erreicht zu haben und von hier an gegen das Hinterende zu beizubehalten. Die Sinneskante hört schon ein kurzes Stück vorher auf.

Die Kriechsohle zeigt nun in dieser Gegend besonders deutlich, weiter rückwärts nicht mehr so schön, einen Querschnitt, wie ihn v. Graff (2, p. 15, Textfig. 1 *D*) für die Bipaliiden festgestellt hat. Wir finden einen medianen »Wulst« (*w*) und zwei laterale »Bänder« (*b*). Histologische Unterschiede bestehen jedoch zwischen Wulst und Bändern nicht.

Eine Drüsenkante war weder durch die äußerliche noch durch die anatomische Untersuchung festzustellen.

Bezüglich der Sinneskante, welche sich der oberflächlichen Betrachtung entzieht, wäre außer dem obenerwähnten noch zu bemerken, daß sie nur wenige Zellen breit ist und schon ein kurzes Stück hinter den Augen endigt. Sie entbehrt der Sinnesgrübchen.

Mund- und Geschlechtsöffnung waren äußerlich nicht wahrzunehmen, hauptsächlich vielleicht deswegen, weil die eingerollten Tiere daraufhin schwer zu untersuchen waren.

Die Augen (Fig. 5*a*, *au*) konnte ich am kleineren Exemplar nach Aufhellung in Cedernholzöl wahrnehmen, am größeren, wo sie ziemlich tief im Parenchym stecken, waren sie erst an den Schnitten zu erkennen.

Sie liegen beim größeren Individuum 0,4, beim kleineren 0,3 mm vom Vorderende entfernt.

Die Tiere erscheinen in Spiritus schmutzig sahnefarbig (cremeus). Die Körperoberfläche entbehrt jeder »Zeichnung«, es liegt sonach »Einfärbigkeit« vor. Die Ventralseite ist etwas heller gelb (stramineus), ohne daß jedoch von einem scharf abgegrenzten Farbton der Kriechleiste gesprochen werden könnte. Es findet vielmehr ein allmählicher Übergang von der helleren Färbung der Kriechsohle zur etwas dunkleren der benachbarten Körperpartien statt. Beim größeren Exemplar scheint der Rand der Kriechleiste in Form einer bei schiefer Beleuchtung als feine braune Linie (auch in der Fig. 3 zu sehen) markierten schwachen Kante vorzuspringen. Die Rückenwölbung erscheint bei beiden Tieren etwas heller, was jedoch nur auf den matten Glanz des Körpers zurückzuführen ist. Dieser eigentümliche weißliche Schimmer, der in Alkohol an den Tieren auftritt, rührt offenbar von einem Schleimüberzug her, welcher bei der Aufhellung in Cedernholzöl durchsichtig wird, so daß dadurch die Grundfarbe als helles Gelb zutage tritt.

Integument.

Das den Körper bedeckende Epithel erreicht in der Mitte des Rückens die Höhe von 30 μ. Gegen die beiden Körperpole und gegen die Ventralseite zu wird es niedriger. Die Zellen sind schmal cylindrisch, die Kerne schlank-oval und basal gelegen. Cilien sind nicht erhalten.

Das Epithel der Kriechleiste hat eine Höhe von 26 μ, seine Cilien sind 8 μ, also fast $^1/_3$ der Epithelhöhe, lang. Die Zellen sind sehr schlank, ihre Kerne größtenteils eingesenkt. Immerhin findet man noch recht zahlreiche normale Zellen zwischen den andern vor.

Die schmale Sinneskante zeigt die bekannten Verhältnisse (vgl. oben S. 57).

Die Basalmembran ist $^1/_2$—$^3/_4$ μ dick, dorsal größtenteils sehr deutlich, ventral hingegen wegen der Stiele der eingesenkten Epithelzellen und der zahlreichen Drüsenmündungen schlecht sichtbar.

An stäbchenförmigen Gebilden finden sich Rhammiten und Chondrocysten, und zwar erstere hauptsächlich gegen die beiden Körperpole zu und an den Seiten des Rumpfes, letztere auf der ganzen Oberfläche, mit Ausnahme der Kriechsohle, die frei ist von stäbchenförmigen Einlagerungen. Die Rhammiten werden bis 50 μ lang und 6 μ dick. Sie sind schraubenförmig gewunden oder sichelartig gekrümmt und kegelförmig zugespitzt. Die Chondrocysten erreichen eine Länge von 20 und eine Breite von 10 μ und zeigen verschiedene Gestalt von annähernd kugeligen bis zu länglichen Gebilden. *Rh. attemsi* gehört also in dieser Hinsicht zu der durch *Rh. terrestris* repräsentierten Gruppe (vgl. v. Graff, 2, p. 62).

Die cyanophilen Drüsen münden ausschließlich in die gesamte Kriechleiste, wie dies v. Graff (2, p. 65, Anm. 4 und p. 70) für *Rh. terrestris*, *pyrenaicus* und *ochroleucus*, und ich für *Rh. henrici* (1, p. 528) und *Rh. purpureus* (1, p. 536) gefunden haben. Auch bei der weiter unten beschriebenen neuen Species *Rh. richardi* (S. 70) liegt dasselbe Verhalten vor.

Die erythrophilen Drüsen münden an der gesamten Körperoberfläche aus, ohne an bestimmten Stellen größere Anhäufungen zu bilden.

Muskulatur.

Hautmuskelschlauch. Auf der Dorsalseite sind die Ringmuskeln zu zwei bis vier übereinander gelagert und wie die beiden einfachen Schichten von Diagonalmuskeln sehr zart. Die Längsmuskeln treten zu zwei bis drei übereinander auf und sind bedeutend kräftiger. Nach den Körperseiten zu wird der Hautmuskelschlauch schwächer, und über der Kriechsohle sind die Muskellagen fast durchweg einschichtig und so zart, daß sie kaum mit Hilfe der Immersion beobachtet werden können. An Querschnitten erkennt man, daß die Längsmuskeln in den dorsalen und lateralen Partien des Hautmuskelschlauches zum Teil einzeln, zum Teil aber in Bündeln zu zwei bis vier Fasern verlaufen. Im Gebiete der Kriechsohle habe ich hingegen nur einzeln ziehende Fasern beobachtet.

Jedenfalls ist der Hautmuskelschlauch als relativ schwach zu bezeichnen.

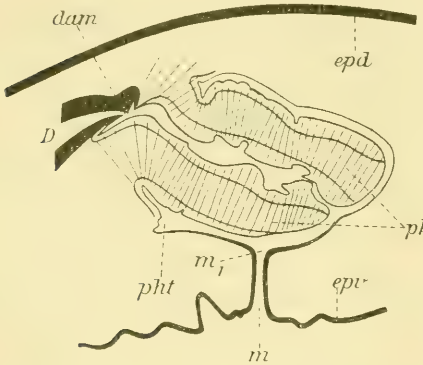
Die Parenchymmuskulatur ist hingegen mächtig entwickelt. Dorsoventrale und zarte transversale Muskeln sind reichlich vorhanden, letztere aber nicht in Schichten gruppiert, sondern mit den longitudinalen Fasern verflochten. Diese sind nicht in deutlich abgegrenzten Bündeln und Schichten angeordnet, sondern gleichmäßig im Parenchym aufgeteilt, über der Kriechleiste etwas dichter als sonst gelagert. Diese gleichmäßige Anordnung der Längsfasern erinnert sehr an *Rh. pyrenaicus* (vgl. v. Graff, 2, tab. LIII, fig. 5, *ml*, *mld*, *mlm*, *mlv*).

Die vorliegende Form ist also in die *Rhynchodemus*-Gruppe mit schwachem Hautmuskelschlauch und starker Parenchymmuskulatur zu stellen. Hierher gehören: *Rh. terrestris*, *pyrenaicus*, *bilineatus*, *scharffi* (2, p. 76 u. 84), *henrici* (1, p. 528) und *purpureus* (1, p. 537), sowie die im folgenden beschriebene neue Species *Rh. richardi* (S. 70). Bezüglich des *Rh. howesi* Scharff läßt sich mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß er ebenfalls hierher gehört; im Texte übergeht zwar Scharff (4, p. 36) leider diese Frage gänzlich, aber in seiner Querschnittsfigur (tab. 6, fig. 3) sind im Parenchym rundliche Durchschnitte eingezeichnet, die den mit *m* bezeichneten »longitudinal muscular bundles« des Hautmuskelschlauches gleichen, so daß ich dieselben ebenfalls für Längsmuskelbündel halte.

Verdauungsapparat.

(Hierzu die Textfigur.)

Die Mundöffnung (*m*) liegt beim konservierten Tiere am Ende des zweiten Körperdrittels und stellt einen queren Spalt dar, der 60 μ in der Längsrichtung und 90 μ in der Breite des Tieres mißt. Er führt zur Mitte der Pharyngealtasche.



Rhynchodemus attemsi. Schematischer Sagittalschnitt durch den Pharynx. × 24. *D*, vorderer Hauptdarm; *dam*, Darmmund; *epd*, dorsales, *epv*, ventrales Körperepithel; *m*, Mund; m_1, innere Öffnung des Mundrohres; *ph*, Pharynx; *pht*, Pharyngealtasche.

Durch den Mund gelangen wir in ein cylindrisches, gerade gegen die Dorsalseite aufsteigendes Mundrohr (*m* bis m_1), das ungefähr 320 μ lang ist und sich bei m_1 in die Pharyngealtasche (*pht*) öffnet. Das Epithel der Kriechsohle reicht bis zur halben Höhe des Mundrohres; dann geht es in das Epithel der Pharyngealtasche über.

Die Pharyngealtasche ist 1620 μ lang und mißt in der Breite 770, in der Höhe 920 μ. Ihr Epithel entbehrt der Cilien und ist besonders an der Einmündung des Mundrohres aus schmalen Cylinderzellen aufgebaut; an der übrigen Ventralseite ist es noch cylindrisch bis kubisch. Erst an den Seiten und an der Dorsalwand findet sich typisches Plattenepithel, das im Umkreise der Pharynxinsertion zu einem eingesenkten wird, wie dies ja ganz allgemein der Fall ist. Hier ist auch wieder eine Cilienbekleidung nachzuweisen, die sich auch auf den Pharynx fortsetzt. In halber Höhe des Mundrohres beginnt eine Ringmuskulatur, die aus zwei bis drei Schichten aufgebaut ist und sich im inneren Umkreise des Mundrohres sphincterartig verstärkt (bei m_1), gegen die Seitenwände der Pharyngealtasche zu aber allmählich schwächer wird und verschwindet. Im Umkreise der Pharynxinsertion, ungefähr an gleicher Stelle mit dem Auftreten des eingesenkten Epithels, tritt die Ringmuskulatur wieder auf und wird hier drei bis vier Fasern stark; zwischen ihr und dem Epithel liegt jedoch bereits die der Pharynxaußenschicht zukommende Längsmuskulatur.

Der Pharynx ist typisch cylindrisch und in der Ruhe schwach gegen die Ventralseite geneigt (*ph*). Da jedoch die beiden untersuchten Exemplare stark gekrümmt sind, ist anzunehmen, daß die eigentliche Lage des ruhenden Pharynx eine horizontale ist. Somit wäre diese Form unter die von v. Graff (2, p. 101, Anm. 4a) genannten Species einzureihen, nämlich *Rh. terrestris*, *scharffi*, *bilineatus* und *putzei*. Hierher gehören noch *Rh. purpureus* (1, p. 538), *schmardai* (1, p. 544) und *richardi* (s. unten S. 71). Über seinen *Rh. howesi* sagt Scharff (4, p. 37 u. 38) nur, daß der Pharynx cylindrisch und am Ende kegelförmig zugespitzt sei.

Über das Epithel des Pharynx ist nichts Neues zu sagen. Das Außenepithel zeigt recht gut erhaltene kurze Cilien, die aber dem Innenepithel zu fehlen scheinen. Die drei Schichten des Pharynx, die in der Textfigur (S. 60) ganz schematisch durch Linien voneinander abgegrenzt sind, lassen sich sehr schön unterscheiden.

Unter dem Außenepithel liegt eine drei bis fünf Fasern starke Längsmuskulatur, begleitet von einer ein- bis dreischichtigen Ringmuskellage.

In der Mittelschicht, die beiderseits von einem in meinen Präparaten nur schwer sichtbaren Nervenplexus begrenzt zu sein scheint, findet sich außer den zahlreichen Radiärmuskeln (in der Figur durch entsprechende Linien angedeutet) noch vereinzelte Längsfasern und sehr kräftige, ziemlich zahlreiche Ringfasern.

Die Innenschicht ist aus einem dichten Geflecht von kräftigen Ring- und Längsfasern aufgebaut, welches von den Radiärfasern der Mittelschicht durchdrungen wird. In dieser verlaufen wie sonst die Ausführungsgänge der Schleim- und Speicheldrüsen, ohne, wie dies sonst häufig der Fall ist, in bestimmter Weise lokalisiert zu sein.

Der Darm zeigt keine Besonderheiten. Über seine Verbindung mit dem Copulationsapparat s. S. 64.

Genitalapparat.

Die Keimstöcke finden sich beim größeren Individuum 1220 μ vom Vorderende, den Längsnervenstämmen dorsal und etwas seitlich dicht anliegend. Ihre Länge beträgt ungefähr 140, die Breite 200 und die Höhe 160 μ. In den Eizellen finden sich die von mir in einer früheren Arbeit (1, p. 547, tab. XXXI, fig. 3, *x*) für *Rhynchodemus schmardai* beschriebenen und abgebildeten Nährsubstanzkugeln.

Die Oviducte entspringen von der Mitte der Ventralseite der Keimstöcke und wenden sich von da sogleich nach rückwärts, wobei sie den Längsnervenstämmen dorsal und seitlich eng angeschmiegt sind.

Die Dotterstöcke waren zwar bereits reichlich und wohl entwickelt, Dottertrichter habe ich jedoch nicht gefunden.

Die Hoden sind sehr üppig ausgebildet, beginnen knapp hinter den Keimstöcken und reichen bis unter das erste Viertel der Pharyngealtasche. In den vorderen Partien sind sie »gehäuft« (v. Graff, 2, p. 159) wie bei *Rh. ochroleucus*, weiter rückwärts »unregelmäßig einreihig«. Diese Häufung gibt sich in unserm Falle dadurch kund, daß man auf Längsschnitten zwei bis drei, ja an wenigen Stellen sogar vier Hoden übereinander gelagert findet. Aber auch in der Längsrichtung des Tieres sind die Hoden dicht aneinander gelagert und daher ziemlich stark komprimiert. »Streng einreihig« liegen nur die letzten derselben (gegen die Pharyngealtasche zu).

Über die Vasa deferentia ist nichts zu bemerken.

Der Copulationsapparat dieser Form (Fig. 6) weicht derart von dem der übrigen anatomisch bekannten Species ab, daß durch ihn allein das vorliegende Tier als neue Art genügend charakterisiert erscheint.

Der Genitalporus (*pg*) liegt am Beginne des letzten Sechstels der Körperlänge, also in der Mitte zwischen Mundöffnung und Hinterende. Er mißt längs 150 μ, quer 240 μ und führt in ein kurzes weites Rohr, das sich in das Atrium commune (*ac*) öffnet. Dieses ist von einem aus außerordentlich schlanken, 10—60 μ hohen, cilientragenden Zellen gebildeten Epithel ausgekleidet. Die schmalen, häufig stäbchenförmigen Kerne liegen an der Basis der Zellen, während deren Spitze ein Drüsensecret birgt (vgl. S. 65).

Durch dieses becherartig gestaltete Atrium commune gelangt man in das Atrium masculinum (*am*), das zu einer Penistasche ausgestaltet erscheint, deren freier Rand in dem Schema durch eine Ellipse bezeichnet ist. In bezug auf das Epithel herrscht Übereinstimmung mit dem Atrium commune.

An der Basis der Penistasche entspringt der kegelförmige, fast senkrecht gegen die Ventralseite gerichtete Penis (*p*), der eine Gesamtlänge von 480 μ aufweist. Das Epithel der Penistasche setzt sich bis etwa auf die halbe Länge des Penis fort, wird dann rasch niedriger und kubisch, gegen die Spitze zu sogar platt und hier nur mehr 5 μ hoch. Der Penis wird vom drüsenlosen, mit einem 8—20 μ hohen Epithel ausgekleideten ersten Abschnitt (*de*$_1$) des Ductus ejaculatorius durchbohrt. Dieser Teil des Ductus ejaculatorius ist 260 μ lang, reicht demnach bis etwa zur Mitte der Penislänge. Hier geht er in den zweiten Abschnitt (*de*$_2$) über, der sich durch ein bis 120 μ hohes, reich gefaltetes Cylinderepithel auszeichnet, das die Ausführungsgänge cyanophiler Drüsen aufnimmt. Dieser Teil des Ductus ejaculatorius verläuft schräg nach oben und vorn durch eine Strecke von 570 μ und setzt sich in den dritten Abschnitt (*de*$_3$) fort, der ebenfalls ein gefaltetes, 40—80 μ hohes Epithel besitzt, in das erythrophile Drüsen einmünden. Dieser dritte Teil des Ductus ejaculatorius ist 1610 μ lang, verläuft zunächst in einem flachen, gegen die Dorsalseite offenen Bogen nach vorn, dann ein Stück gerade nach abwärts und schließlich wieder nach hinten, wo er mit einer blasigen Auftreibung mit einem Epithel bis zu 40 μ Höhe endigt. Diese Auftreibung kann man als Vesicula seminalis auffassen (*ves*). An der dorsalen Wand dieser Blase mündet ein kurzer Gang, der gemeinsame Endabschnitt der Vasa deferentia, den ich nach dem Vorgange v. Graffs (2, p. 163) als Ductus seminalis (*ds*) bezeichne. Etwas ähnliches fand ich bei *Rh. ochroleucus* (1, tab. XXX, fig. 7, *vdc*), doch nicht so deutlich ausgeprägt wie hier. Dieser Ductus seminalis durchsetzt lediglich die Eigenmuskulatur der Samenblase und nimmt sodann von der Seite her bei *vd'* die beiden Vasa deferentia (*vd*) auf, welche in mehreren Windungen die Drüsenregion des männlichen Copulationstraktes durchziehen und nach vorn verlaufen. Die Vasa deferentia sind durch Spermaballen mächtig aufgetrieben, wie auch an dem im Schema dargestellten rechten Vas deferens zu sehen ist.

Ein Atrium femininum ist hier nicht ausgebildet, wir finden vielmehr eine Vagina (*va*), die unmittelbar aus der Penistasche entspringt. An dem Aufbau ihrer Wandung ist die proximale Hälfte der Außenwand des Penis beteiligt. Die Vagina verläuft in einer Länge von 400 μ nach oben und rückwärts und hat ein cilientragendes, 20—40 μ hohes Epithel.

Die Vagina geht in einen 200 μ langen, geräumigen Drüsengang (*drg*) über, dessen 20—30 μ hohes, mit schlecht erhaltenen Cilien versehenes Epithel vom Sekret der Schalendrüsen (*dr*) erfüllt ist. In das Hinterende des Drüsenganges münden getrennt von der Seite her (bei *od'*) die beiden Oviducte (*od*). An den Drüsengang schließt sich ein 870 μ langes, ansehnliches, reich gefaltetes Rohr (*rec*), dessen Epithel die gleiche Beschaffenheit zeigt wie der Drüsengang. Wir wollen dieses Rohr als »Uterus« bzw. »Receptaculum seminis« bezeichnen. Bei andern Formen zeigt der »Uterus« freilich einen andern Verlauf. Meist ist er nach oben und vorn gerichtet, so bei *Rh. scharffi* (v. Graff, 2, p. 203, Textfig. 53), *Rh. henrici*, *purpureus* und *terrestris* (1, tab. XXXI, Fig. 4, 5, 9), während sich *Rh. howesi* (Scharff, 4, Textfig. 2) diesbezüglich meiner Form nähert. Was mich veranlaßt hat, nicht die ganze Partie (*dr* + *rec*) als Drüsengang aufzufassen, war der Umstand, daß wohl bei keiner bekannten Landplanarie die Oviducte in den vordersten, hingegen bei den meisten in den hintersten Abschnitt des Drüsenganges münden.

Der »Uterus« endigt nicht blind, sondern öffnet sich ohne Vermittlung eines eigentlichen Ductus genito-intestinalis in den linken hinteren Hauptdarm (*Dl*). Eine Verbindung mit dem rechten Darmschenkel konnte ich nicht feststellen; doch ist es immerhin möglich, daß eine solche besteht. Bei dem vorliegenden (größeren) Exemplare haben sich nämlich große Massen von Schalendrüsensecret (*drs*) und Sperma (*sp*) in den linken Darmschenkel ergossen, der infolgedessen gänzlich deformiert und derart aufgetrieben ist, daß er auch einen großen Teil der rechten Körperseite einnimmt. Außerdem ist die Darmwand an mehreren Stellen geplatzt, und das Secret der Schalendrüsen liegt dort auch im Körperparenchym, ja es hat sogar vermutlich die Wandung des dicht anliegenden rechten Darmschenkels durchbrochen und liegt teilweise auch in diesem. Es ist daher schwer zu entscheiden, ob es hierher durch eine zweite Öffnung des »Uterus« oder auf andre Weise gelangt ist.

Bei dem kleineren Individuum, das in seinem ganzen Copulationsapparate vollkommen mit dem größeren übereinstimmt und ebenfalls geschlechtsreif ist, habe ich eine Verbindung zwischen »Uterus« und Darm nicht auffinden können. Eine solche kommt wohl erst unmittelbar vor Bedarf zur Ausbildung.

Am Atrium commune finden wir unter dem Epithel eine zarte einschichtige Ringmuskulatur, die von wenigen Längsfasern begleitet wird. An der Innenwand der Penistasche ist die Ringmuskulatur mehrschichtig, und in den Falten, welche die Penistasche bilden, liegen einzelne Längsfasern und wenige Radiärmuskeln, welche dem Penis zu gerichtet sind. Dieser selbst trägt unter seinem Außenepithel eine aus drei bis vier Fasern aufgebaute Ring- und ebensolche Längsmuskellage, in der Innenschicht Ring-, in der Mittelschicht Ring- und Radiärfasern. Sehr mächtig entfaltet ist die Eigenmuskulatur des Ductus ejaculatorius, die aus einem dichten Geflecht zahlreicher Ring- (*rm*) und weniger zahlreicher Längsfasern (*lm*) gebildet wird. Wir können sonach die vorliegende Form, bei der der »Bulbus« den Penis an Stärke überwiegt, in die Nähe des ebenfalls paläarktischen *Rh. henrici* und des äthiopischen *Rh. purpureus* (1, tab. XXXI, figg. 4 u. 5) stellen.

Die Muskulatur der Außenwand des Penis und der Innenwand der Penistasche setzt sich auf die Vagina fort, nur die Längsfasern scheinen auf der vom Penis abgewandten Seite der Vagina zu fehlen. Der Drüsengang und der »Uterus« tragen eine Ringmuskulatur von sehr wechselnder Stärke, indem an den eingeschnürten Partien förmliche Sphincterbildungen auftreten, so daß die Falten wohl bis zu einem gewissen Grade konstante Bildungen darstellen mögen.

Ins Atrium commune, in die Penistasche, die proximale Hälfte der Außenwand des Penis sowie in die Vagina münden zarte eosinophile Drüsen mit sehr feinkörnigem, lebhaft färbbarem Sekret, das sich in dem freien Ende der Epithelzellen in Form feiner Stäbchen angesammelt hat. Diese Drüsen (*acdr*, *amdr*, *vadr*) liegen in der nächsten Umgebung der betreffenden Partien, in welche sie münden, und sind in Reihen angeordnet, aber weit zahlreicher als dies im Schema, wo sie mit schwarzer Farbe gezeichnet sind, dargestellt werden konnte. In den Abschnitt de_2 des Ductus ejaculatorius münden cyanophile Drüsen ($dedr_2$, grau gezeichnet) mit grobkörnigem Secret, das in Form kleiner Kügelchen im betreffenden Epithel und im Lumen des Ductus ejaculatorius in großen Mengen angehäuft ist. Der dritte Abschnitt (de_3) sowie die Samenblase (*ves*) werden durch eine große Masse eosinophiler Drüsen ($dedr_3$, rot gezeichnet) mit Secret versorgt. Dieses ist feinkörnig und färbt sich mit Eosin blaßrot. Die Schalendrüsen (*dr*, rot dargestellt), die in den Drüsengang und den gesamten Uterus münden, zeigen das gewöhnliche Verhalten. Ihr Secret gleicht dem von $dedr_3$. Große Massen von Schalendrüsensecret (*drs*) finden sich, wie schon erwähnt, im Darm.

Im Schema sind die Drüsen der Übersichtlichkeit halber nur so weit eingetragen, daß man den Bereich ihrer Verbreitung und Mündung daraus erkennen kann. Ihre Zahl ist außerordentlich groß, ihr Secret erfüllt den größten Teil der Epithelien und Lumina der betreffenden Hohlräume.

Drüsenepithelien hingegen fehlen diesem Copulationsapparate vollständig.

Fundort: Die beiden Individuen wurden von Herrn Dr. Carl Graf Attems-Petzenstein (Wien) auf dem Glogovo-Plateau (Prenj-

Berg, 2102 m) nördlich von Mostar (Herzegowina) am 28. oder 29. IX. 1901 erbeutet.

Rhynchodemus richardi n. sp.

(Habitusbilder Fig. 7—9, anat. Abbildungen Fig. 10*a*—*e* u. 11.)

Diese neue Species wurde nur in einem Exemplare gesammelt. Das Tier ist 15,4 mm lang, 1,8 mm breit und 1,6 mm dick. Die Oberfläche des Tieres erscheint quer gerunzelt, wohl eine Folge kräftiger Kontraktion. Der gegen die Ventralseite abgebogene Körper (Fig. 7) erscheint fast drehrund, der Rücken geht in die Seiten ohne scharfe Grenze über. Vorder- und Hinterende sind abgestumpft. Die vorderste Körperspitze erscheint etwas eingezogen, so daß ein Querschnitt durch diese Partie die Gestalt eines Ringes hat, der außen und innen vom Körperepithel überzogen ist. Diese eingezogene Partie reicht bis in die Region der Augen. Auf dem Querschnittsbilde Fig. 10*a* sehen wir zwischen den Augen (*au*) den vom Epithel begrenzten, durch Zurückziehung des Vorderendes entstandenen Hohlraum. Auch in Fig. 9 ist dieses Grübchen am Vorderende angedeutet.

Der Querschnitt des Körpers ist in der vorderen Region von wechselnder Gestalt. Im Gebiete der Augen (Fig. 10*a*) ist der Rücken flach die Seiten senkrecht abfallend, während die Bauchseite beiderseits in gerader Richtung der Kriechleiste (*kl*) zustrebt. Diese ist hier noch sehr schmal. Der Querschnitt in der Augengegend erscheint somit annähernd fünfeckig. In der Medianlinie, nahe der dorsalen Körperwand, finden wir den oben erwähnten, durch Retraktion der Körperspitze entstandenen freien Raum. Ein weiter rückwärts geführter Querschnitt (Fig. 10*b*) zeigt ein wesentlich andres Aussehen. Hier ist die Dorsalseite dachartig gestaltet, die Seiten des Körpers abgerundet, die Ventralseite platt. Ein kurzes Stück weiter hinten (in der Gegend des Vorderendes des vorderen Hauptdarmes) ist auch die Dorsalseite abgeflacht, der Querschnitt (Fig. 10*c*) wäre nach v. Graff etwa als »riemenförmig« zu bezeichnen. In Fig. 10*d* erblicken wir zum Teil wieder ganz ähnliches wie in Fig. 10*b*: Die Dorsalseite ist dachartig, die Seitenflächen rundlich, die Bauchseite hingegen fällt jederseits gerade zu der (hier allerdings schon viel breiteren) Kriechleiste ab, ganz ähnlich wie in Fig. 10*a*. Fig. 10*e* endlich zeigt uns das Verhalten, das der übrige Körper mit Ausnahme des Vorderendes durchgehends aufzuweisen scheint. Ein annähernd flacher Rücken mit einzelnen unregelmäßigen Buckeln und Furchen, gerade abfallende Seitenflächen und eine ziemlich glatte Bauchseite, also ganz ähnlich wie

Querschnitt Fig. 10*c* eine »riemenförmige« Gestalt. Diese Querschnittsform, die in der Gegend der Keimstöcke (*kst*) beginnt, scheint gegen das (vielleicht etwas mehr abgerundete) Hinterende zu konstant zu bleiben.

Die Augen (erst an den Schnitten wahrnehmbar) liegen ungefähr 0,17 mm vom Vorderende entfernt und sind verhältnismäßig klein.

Die Kriechleiste beginnt etwa 40 μ hinter dem Vorderende, ein kurzes Stück vor den Augen; ihre Spitze scheint vorn von der Sinneskante umrandet zu werden. Die Kriechleiste (s. Fig. 10*a—e*, *kl*) nimmt allmählich an Breite zu und erreicht erst ungefähr 2,6 mm hinter der Körperspitze ihre volle Ausdehnung, nämlich ein wenig mehr als die Hälfte der Breite der Bauchseite (vgl. Fig. 9). Am Hinterende schließt sie mit einer stumpfen Spitze ab. Ebenso wechselnd wie der Körperquerschnitt erscheint uns auch das Profil der Kriechleiste in ihrem vordersten Abschnitte. Vgl. hierzu die Fig. 10*a—e*. In Fig. *a* (Augenregion) erscheint die Kriechleiste noch sehr schmal, in Fig. *b* sehen wir sie wulstartig vorspringen, in Fig. *c* ergibt sich beinahe eine Differenzierung in einen medialen »Wulst« und zwei laterale »Bänder«, in Fig. *d* und *e* ragt die Kriechleiste schwach vor, und dieses Verhalten scheint sie dann in ihrem weiteren Verlaufe nach rückwärts konstant beizubehalten.

Drüsenkanten sind nicht ausgebildet.

Die Sinneskante, welche, wie oben erwähnt, das Vorderende der Kriechleiste zu umrahmen scheint, reicht bis 1150 μ hinter das Vorderende. Auf den Querschnittsfiguren 10*a—c* ist sie angedeutet. Sie endet ganz unvermittelt. Äußerlich ist sie auch bei stärkerer Lupenvergrößerung nicht festzustellen, sondern erst an den Schnitten zu erkennen. Sinnesgrübchen wurden nicht beobachtet. Die Sinneskante ist nur wenige Zellen breit, gegen ihr Hinterende zu etwas breiter als vorn.

Die Farbe des Rückens (Fig. 8) ist ein dunkles Braungrau (ater + isabellinus), das gegen die Körperseiten zu einem helleren isabellfarbigen Ton (isabellinus) Platz macht. Daher gewinnt man den Eindruck, als ob die Dorsalseite einen verwaschenen breiten dunklen Medianstreifen aufwiese. Außerdem gewahrt man in der medianen Zone einzelne unregelmäßig verteilte warzenartige Höckerchen von bleigrauer (plumbeus) Farbe, was in Fig. 8 auch zum Ausdruck gebracht ist. Die Seitenteile des Rückens (Fig. 7) erscheinen in der Zeichnung infolge der ziemlich tief einschneidenden Querfurchen wie gestreift. Die Ventralseite (Fig. 9) zeigt wesentlich andre Farben. Ihre seitlichen Partien sind blaß lederfarbig (isabellinus), die Kriechleiste ist durch ihre strohgelbe

Färbung (stramineus) von den benachbarten Teilen der Ventralseite scharf abgehoben. Das Vorderende ist heller als der übrige Körper. Die Totalansicht des Tieres (Fig. 7) zeigt uns deutlich das auffallend helle Vorderende, und aus Fig. 9 ersehen wir, daß auch die Ventralseite der vorderen Körperspitze durch ihre weißlichgelbe Farbe hervorsticht. Von einer »Zeichnung« des Körpers im Sinne v. Graffs kann man bei dem vorliegenden Tiere nicht sprechen, es sei denn, daß man die oben erwähnten »Wärzchen« der Dorsalseite als eine solche in Anspruch nehmen wollte.

Integument.

Das Epithel des Rückens erreicht eine Höhe von 75 μ. Bemerkenswert ist, daß das Dorsalepithel eine Höhe besitzt, die sich sonst meines Wissens bei keiner andern Landplanarie findet. Nur das Kriechsohlenepithel von *Polycladus gayi* hat nach v. Graff (2, p. 41) 0,076 mm Höhe. Gegen die Seitenflächen, sowie gegen das Vorder- und Hinterende zu wird das Epithel niedriger. Die Kriechleiste hat 26 μ Epithelhöhe. Neben den lateralsten niederen Zellen der Kriechleiste stehen unmittelbar die erheblich höheren Zellen der Ventralseite, so daß an dieser Stelle der Körperperipherie eine förmliche Stufe zustande kommt. Cilien finden sich nur an der Sinneskante und an der Kriechleiste. Hier erreichen sie eine Länge von $^1/_4$ bis $^1/_2$ der Epithelhöhe, und zwar ersteres am Rande, letzteres in der Mitte der Kriechleiste, deren Epithel anscheinend durchweg eingesenkt ist.

Die Basalmembran findet ihre stärkste Ausbildung in den mittleren Teilen des Rückens, wo sie bis zu 2 μ dick wird. Nach vorn und nach den Seiten zu wird sie dünner, erleidet Unterbrechungen auf größere Strecken und fehlt schließlich vollständig der Kriechleiste und Sinneskante und dem diesen benachbarten Epithel der Ventralfläche.

Stäbchenförmige Gebilde. Im Epithel der Kriechsohle gibt es keinerlei derartige Einlagerungen. Recht merkwürdig sind hingegen die Befunde beim Rückenepithel. Ich habe in Fig. 11 ein Stück des Dorsalepithels, etwa aus der Körpermitte, nach einem Sagittalschnitte dargestellt. Wir sehen von den Epithelzellen selbst nur sehr wenig (*eppl*), können aber immerhin bemerken, daß sie mit »Füßchen« (*f*) der Basalmembran (*bm*) aufsitzen. Nach außen zu erscheint das Epithel durch eine dünne, intensiv tingierte Schicht abgegrenzt. Das Zellplasma ist an einzelnen Stellen fein granuliert, oft auch zart gestreift. Auffallend sind die zahlreichen großen Chondrocysten (*ch*) von meist keulen- oder wurstförmiger Gestalt. Wir bemerken, daß sie fast die

Höhe der Epithelzellen erreichen, aber durchweg von der Basalmembran durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt sind. Sie zeigen eine deutliche, häufig als scharfe, kräftige Linie erscheinende, stark tingierte Hüllmembran (*chm*) und ein Secret (*chs*) als Inhalt, das bei dem vorliegenden Exemplar bestimmte Eigenschaften zeigt, die mir bis jetzt bei andern Species nicht aufgefallen sind. Zum Teil sind die Chondrocysten, besonders in ihren basalen Abschnitten, leer, zum Teil mit einem tiefblau tingierten, in flockigen oder kompakten Massen angeordneten Sekret erfüllt (*chs*), das sich an den freien Enden der Zellen zu häufig fast schwarz erscheinenden Pfropfen zusammenballt (*chs'*). An einem solchen Pfropf (bei *) können wir sehen, wie er soeben aus der Chondrocyste nach außen gestoßen wird, und derartige Stadien liegen, wenn auch nicht immer so deutlich, in großer Zahl vor. Bei der ersten Chondrocyste (in der Figur ganz links) sowie bei der letzten (rechts) in der dargestellten Reihe haben wir ähnliches vor uns. Das würde darauf hindeuten, daß nicht die ganze Chondrocyste, sondern nur ihr Inhalt ausgestoßen wird. An andern Stellen wieder sehen wir, daß die Chondrocystenhülle unvollständig erscheint, Lücken zeigt oder nur mehr zum geringen Teil vorhanden ist. Daraus könnte man die Ansicht ableiten, daß die Hüllenmembran der Chondrocyste nach Ausstoßung des Secretes von der Zelle, in der sie liegt, aufgelöst werde. Etwas Bestimmtes ließ sich bei dem Mangel an entsprechend vorbereitetem Untersuchungsmaterial nicht ermitteln.

Außer den Chondrocysten, deren Bildungszellen (*chz*) wir unter dem Hautmuskelschlauche finden, bemerken wir als zweite Art stäbchenförmiger Gebilde noch Rhammiten. Dort, wo dieselben in ganzer Ausdehnung zu sehen sind (*rh*+), erkennen wir ihre schlanke, spindelförmige Gestalt; sie sind an beiden Enden fein zugespitzt, schlangen- oder **U**-förmig gewunden und nicht so lang wie die Höhe der Epithelzellen. Ihre Bildungszellen (*rhz*) sind leicht auffindbar. An vielen Stellen sind Stücke von Rhammiten zu sehen, die man unter Umständen für Rhabditen halten könnte, wenn nicht die großen Längendifferenzen dieser Bruchstücke darauf hindeuten würden, daß hier das Mikrotommesser zerstörend eingewirkt hat. Die Rhammiten färben sich mit EHRLICHS Hämatoxylin und Eosin violett, jedoch lange nicht so intensiv wie Chondrocystenpfropfen.

Im Epithel bemerken wir noch die Mündungen erythrophiler Drüsen (*edr*) mit grobkörnigem, schön rot tingierbarem Secret (*edrs*).

Zellkerne sind nur an solchen Stellen des Epithels zu sehen, wo sich keine Chondrocysten vorfinden. Dort liegen sie an der Basis der

Zellen und sind von länglich-ovaler Gestalt und verhältnismäßig klein (6 × 3 μ).

Das Kriechsohlenepithel weist die Mündungen der typischen cyanophilen Drüsen auf, die auch höchst vereinzelt im Dorsalepithel zu finden sind. Außerdem finden sich im Kriechsohlenepithel auch erythrophile Drüsen.

Muskulatur.

Hautmuskelschlauch. Die unter der Basalmembran gelegene Ringmuskelschicht (Fig. 11, *rm*) ist ein- bis zweifach, die übrigen beiden Schichten, Diagonal- (*dim*) und Längsschicht (*lm*) aus je einer einfachen Lage von Muskelfasern gebildet. Im Bereiche der Kriechsohle ist der Hautmuskelschlauch meist gar nicht auffindbar; vermutlich wird er durch die zahlreichen Hautdrüsengänge verdeckt.

Parenchymmuskulatur. An Querschnitten durch das Vorderende finden sich dorsale, obere, mittlere, untere und ventrale Transversalmuskeln, dazwischen dorsale, obere, mittlere und ventrale Longitudinalmuskeln, letztere über der Kriechleistenmitte bedeutend verstärkt, alle, besonders die Längsmuskeln, in reicher Zahl mit kräftigen Fasern; außerdem etwas zartere dorsoventrale Fasern. Es tritt auch hier die Zugehörigkeit zur Gruppe a (s. *Rh. attemsi* S. 59) klar hervor.

Pigment

findet sich in Form feiner brauner Körnchen im Parenchym dicht unter dem Hautmuskelschlauch auf der Dorsalseite. Die größte Menge des Pigments ist wohl durch die Reagenzien extrahiert worden.

Verdauungsapparat.

Die Mundöffnung liegt 9,4 mm vom Vorderende entfernt, mißt in der Längsrichtung 60, quer 160 μ und befindet sich ungefähr in der Mitte der Längsausdehnung der Pharyngealtasche, deren hinterem Ende unbedeutend genähert. Sie führt in ein 200 μ langes, durchschnittlich 30 μ weites Mundrohr, durch das man in die Pharyngealtasche gelangt. Diese ist 1,7 mm lang, 0,76 mm breit und 0,9 mm hoch.

Der Pharynx, welcher die Pharyngealtasche fast vollständig ausfüllt, ist typisch cylindrisch und in der Ruhe horizontal gestellt (v. Graff, 2, p. 101, Anm. 4a).

Das Epithel der Kriechleiste setzt sich etwa bis zur halben Höhe des Mundrohres in dieses fort, nur mit dem Unterschiede, daß die Zellkerne hier nicht mehr eingesenkt sind, sondern an der Basis der Zellen liegen. Auch die Mündungen der cyanophilen Drüsen finden sich hier noch vor. Die proximale Hälfte des Mundrohres ist mit einem höheren Cylinderepithel ausgestattet, das in der Gegend des Überganges in die Pharyngealtasche in Zottenform in das Lumen vorspringt. Cilien waren nicht mit Sicherheit festzustellen. Die Pharyngealtasche wird von einem durchschnittlich 4 μ hohen cilienfreien Plattenepithel ausgekleidet; an der dorsalen Wand ist dieses Epithel stellenweise kaum zu erkennen, da hier Massen von vorbeiziehenden Pharyngealdrüsengängen dasselbe ganz flachgedrückt haben. Die epitheliale Bekleidung des Pharynx zeigt keine Besonderheiten. Die Zellplatte der Außenwand hat eine Dicke von ungefähr 3 μ, ihre Cilien sind etwa ebenso hoch. Das Epithel des distalen Teiles der Innenwand des Pharynx gleicht dem der Außenwand. Der proximale Teil der Innenwand ist mit einem normalen Epithel von 6—10 μ Höhe ausgestattet, das ganz erfüllt ist von körnigem Secret des hier ausmündenden Teiles der eosinophilen Pharynxdrüsen.

Die Pharyngealtasche besitzt keine Eigenmuskulatur. Unter dem Außenepithel des Pharynx befindet sich eine Längsmuskelschicht von drei bis vier Fasern Stärke, dann Ringmuskeln in vier- bis sechsfacher Lage. Die Mittelschicht weist außer Radiärfasern noch einzelne Längs- und Ringmuskeln auf. Die Innenschicht ist durch ein gegen das freie Ende des Pharynx zu besonders kräftig entwickeltes Geflecht aus starken Längs- und schwächeren, aber weit zahlreicheren Ringmuskelfasern ausgezeichnet.

Die Ausführungsgänge cyanophiler und eosinophiler Pharyngealdrüsen durchziehen innig verflochten die Mittelschicht, doch münden die letzteren zum Teil bereits im proximalen Innenepithel des Pharynx, wie schon oben erwähnt. Außerdem waren einzelne an der Grenze von Mittel- und Außenschicht gelegene kleine cyanophile Drüsen zu beobachten, welche ihr Secret an die Außenseite des Pharynx befördern.

Bezüglich der Innervation des Pharynx war wenig festzustellen. An einzelnen Stellen waren wohl Teile eines an der Grenze von Mittel- und Außenschicht gelegenen »äußeren Nervenplexus« zu erkennen, von einem »inneren« oder einem »centralen« Plexus habe ich jedoch nichts sehen können.

Der Darm zeigt die gewöhnliche Beschaffenheit.

Genitalapparat.

Die beiden Keimstöcke liegen ungefähr 1,9 mm vom Vorderende entfernt (Fig. 10*e*, *kst*), sind 170 μ lang, 180 μ breit und 200 μ hoch.

In den Eizellen nahm ich zahlreiche rundliche, mit Eosin stark tingierbare Körperchen wahr, wie ich solche schon in den Eizellen von *Rhynchodemus schmardai* (1, p. 547, tab. XXXI, fig. 3, *x*) aufgefunden, erwähnt und abgebildet habe. Auch bei *Rh. attemsi* (diese Arbeit, S. 62) habe ich ja diese Gebilde, die ich für Nährsubstanz halte, wieder gefunden.

Von der Ventralseite der Keimstöcke, etwas lateral, entspringen mit einer trichterartigen, durch einen Zellpfropf verschlossenen Erweiterung die beiden Oviducte, die in ihrem weiteren Verlaufe den Längsnervenstämmen dorsal und seitlich dicht aufliegen. Der eine davon ist in Fig. 10*e*, *od*, eingezeichnet.

Die Dotterstöcke sind wohl entwickelt.

Die Hoden sind dicht einreihig angeordnet, gegeneinander in der Längsrichtung abgeplattet, beginnen 2,5 mm hinter dem Vorderende und reichen bis nahe ans Hinterende.

Die Vasa deferentia liegen knapp unterhalb der Hoden und sind besonders in ihrem caudalen Abschnitt prall mit Sperma gefüllt.

Bei der Aufsuchung des Copulationsapparates erlebte ich eine bittere Enttäuschung. Trotzdem meine Schnittserie lückenlos ist, war von einem Copulationsapparate keine Spur aufzufinden. Die durch Spermaballen mächtig aufgetriebenen Vasa deferentia reichen bis nahe ans Hinterende, ebenso die Oviducte, in denen auch einzelne Spermatozoen als Beweis der stattgehabten Begattung aufzufinden waren. Außerdem waren mächtige, ziemlich grobkörnige eosinophile Drüsenmassen aufzufinden, die offenbar dem männlichen Copulationstrakt zugehörten. Von einer Geschlechtsöffnung ist ebenfalls nichts zu sehen. In den seitlichen Partien ist die hintere Körperspitze unverletzt, in der Mediangegend findet sich allerdings eine nicht allzu große Lücke in derselben, doch kann ich mir nicht recht vorstellen, daß etwa hier der ganze Copulationsapparat mit Gewalt herausgerissen worden sein könnte, zumal dann noch immer der Mangel der Genitalöffnung unerklärt bliebe. Jedenfalls ist das Fehlen dieses morphologisch und systematisch so wichtigen Organkomplexes sehr zu bedauern.

Immerhin aber liegen genug Anhaltspunkte dafür vor, die in Rede stehende Form als eine neue Species zu erklären.

Fundort: Gesammelt wurde das Tier in nur einem Exemplare von Herrn Dr. J. Richard in Monaco.

Czernowitz, im Juli 1908.

Literaturverzeichnis.

1. W. E. Bendl, Beiträge zur Kenntnis des Genus Rhynchodemus. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXIX. 1908. Leipzig.
2. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. 1899. Leipzig.
3. A. Korotneff, Cytologische Notizen (Tricladenpharynx). Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. 1908. Leipzig.
4. R. F. Scharff, Rhynchodemus Howesi: a new European Species of Terrestrial Planarian Worm. Linnean Soc. Journal. Zoology. Vol. XXVIII. 1900. London.

Die in Klammer stehenden lateinischen Bezeichnungen der Farben entstammen dem Werke:

5. P. A. Saccardo, Chromotaxia seu nomenclator colorum. ed. II. 1894. Patavii.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

ac, Atrium commune;
acdr, Drüsen des Atrium commune;
ag, Atrium genitale;
am, Atrium masculinum;
amdr, Drüsen des Atrium masculinum;
au, Auge;
b, »Band« der Kriechleiste;
bm, Basalmembran;
ch, Chondrocyste;
chm, Membran der Chondrocyste;
chs, Secretinhalt der Chondrocyste;
chs', Secretpfropf der Chondrocyste;
chz, Chondrocysten-Bildungszelle;
cn, Centralnervensystem;
daep, Darmepithel;
de, Ductus ejaculatorius;
de_1-de_3, Abschnitte des Ductus ejaculatorius;
$dedr_2$, $dedr_3$, Drüsen des Ductus ejaculatorius;
dim, diagonale Muskelfasern;
Dl, linker hinterer Hauptdarm;
dr, Schalendrüsen;
drg, Drüsengang;
drs, Secret der Schalendrüsen;
ds, Ductus seminalis;
edr, erythrophile Drüsen;
edrs, Secret der erythrophilen Drüsen;
epd, dorsales Körperepithel;
eppl, Plasma der Epithelzellen;
epv, ventrales Körperepithel;
exc, Excretionskanälchen;
f, »Füßchen«, mit denen die Epithelzellen der Basalmembran aufsitzen;
H, Hinterende des Tieres;
kl, Kriechleiste (Kriechsohle);
kst, Keimstock;
lm, Längsmuskeln;
np, Hautnervenplexus;
od, Oviduct;
od', Mündung der Oviducte;
p, Penis;
pg, Porus genitalis;
ph, Pharynx;
pht, Pharyngealtasche;
phtw, hintere Wand der Pharyngealtasche;
rec, Receptaculum seminis (Uterus);

rh, Rhammit;
rh′, junger Rhammit;
rhz, Rhammitenbildungszelle;
rhzk, Kern der Rhammitenbildungszelle;
rm, Ringmuskeln;
sk, Sinneskante;
sp, Spermaballen;
V, Vorderende des Tieres;
va, Vagina;
vadr, Drüsen der Vagina;
vd, Vas deferens;
vd′, Mündung der Vasa deferentia;
ves, Vesicula seminalis;
ves′, »äußere Samenblase«;
w, »Wulst« der Kriechleiste.

Tafel V.

Fig. 1 u. 2. *Rhynchodemus terrestris* (Müll.).

Fig. 1. Blick auf die linke Körperseite. Das Tier ist in Xylol aufgehellt. × 10.

Fig. 2. Schema des Copulationsapparates. Ansicht von links. × 250.

Fig. 3—6. *Rhynchodemus attemsi* n. sp.

Fig. 3. Größeres Individuum. Unter Alkohol. Blick auf die linke Körperseite. × 5.

Fig. 4. Kleines Individuum. Unter Alkohol. Blick auf die linke Körperseite. × 5.

Fig. 5. Kleineres Tier. Schematische Querschnitte durch das Vorderende. × 20.

a. 63. Schnitt, 315 μ vom Vorderende.
b. 207. Schnitt, ungefähr 1 mm vom Vorderende.

Fig. 6. Größeres Tier. Schema des Copulationsapparates. Ansicht von links. × 42.

Fig. 7—11. *Rhynchodemus richardi* n. sp.

Fig. 7. Blick auf die linke Körperseite; unter Alkohol. × 3.

Fig. 8. Stück der Dorsalseite; unter Alkohol. × 5.

Fig. 9. Ventralseite des Vorderendes; unter Alkohol. × 5.

Fig. 10. Schematische Querschnitte durch das Vorderende. × 24.

a. 34. Schnitt, 0,17 mm vom Vorderende.
b. 85. » 0,42 » » »
c. 127. » 0,63 » » »
d. 318. » 1,59 » » »
e. 387. » 1,93 » » »

Fig. 11. Stück des Rückenepithels aus einem Sagittalschnitt. × 500.

Die Leuchtorgane von Acholoe astericola Clprd.

Von

Fritz Kutschera.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Innsbruck.)

Mit Tafel VI und 7 Figuren im Text.

Für die Zuteilung des vorliegenden Themas bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. Heider, zu Dank verpflichtet. Prof. Heider und Herrn Privatdozenten Dr. A. Steuer, dem Assistenten des Zoologischen Institutes, habe ich für das rege Interesse an meiner Arbeit und für manche Anleitung und Anregung, Herrn Prof. Dr. v. Dalla-Torre für die freundliche Unterstützung bei Beschaffung der Literatur bestens zu danken.

Meinem Kollegen, Herrn Dr. Falger, dessen Studien über die Lichterscheinungen an *Acholoe astericola* Clprd. demnächst im biologischen Centralblatt erscheinen werden, danke ich für die Freundlichkeit, mit der er mir seine wertvollen Präparate, die mir viel technische Mühe ersparten, zur Verfügung stellte.

Dem Vorstand des physiologischen Instituts unsrer Universität, Herrn Prof. Dr. Hofmann, sage ich Dank für die Überlassung des elektrischen Reizapparates, der Leitung der k. k. Zoologischen Station in Triest für die reichliche und rasche Zusendung des lebenden Materiales, der vor allem ein positiver Erfolg der Reizversuche zugeschrieben werden muß.

Allgemeines.

Über die feineren biologischen Vorgänge bei der Luminiscenz der Organismen sind wir noch wenig unterrichtet.

Vielfach ist dafür unsre mangelhafte Kenntnis der histologischen Apparate, mit deren Hilfe das Leuchtphänomen zustande kommt, die Ursache.

Insbesondere bei den Metazoen kann man nur auf Grund eingehender histologischer Untersuchung mit gleichzeitiger Berücksichtigung der Erscheinungen am lebenden Tier, Klarheit über die komplizierte Mannigfaltigkeit der Lichtproduktion erringen.

Ist es doch für die Theorie der organischen Luminiscenz vor allem wichtig, für jeden einzelnen Fall herauszufinden, ob wir bei einem Leuchttier von »intracellulärer« oder »extracellulärer« Luminiscenz sprechen dürfen.

In der Liste der leuchtenden Tiere finden sich noch manche zweifelhafte oder widersprechende Angaben über ein und dasselbe Tier, bald wird es als leuchtend, bald als nicht leuchtend angeführt. Am unsichersten aber werden die Angaben, wenn es sich um Feststellung der eigentlichen Leuchtorgane, oder die Ergründung der Bedingungen des Leuchtens handelt. Ein Nachprüfen veralteter Angaben oder neue Untersuchungen über histologische Fragen, die dabei in Betracht kommen, erscheint da als Notwendigkeit.

Von diesen Gesichtspunkten aus war es verlockend, sich an die Untersuchung des Leuchtvermögens von *Acholoe astericola* Clprd. zu machen, jenes polychaeten Anneliden, der in den Ambulacralrinnen von *Astropecten* häufig zu finden ist. Die Fähigkeit dieses Wurmes, auf Reiz hin die Deckschuppen des Rückens, die Elytren, in intensivem Licht erstrahlen lassen zu können, hat schon im Jahre 1878 den italienischen Forscher Panceri[1] zu einer genaueren Untersuchung der Elytren dieses Tieres und einiger verwandten Formen angeregt.

Panceri glaubte die Nervenenden in der Elytre als den Sitz des Leuchtens ansehen zu müssen. Seine Arbeit blieb die einzige, die sich mit auf das Leuchtvermögen von *Acholoe astericola* direkt bezüglichen histologischen Fragen befaßte.

Jourdan (1885) scheint als erster an Querschnitten den histologischen Aufbau einiger leuchtender Polynoiden untersucht zu haben. Er bezeichnet die durchschnittenen Muskelfasern an der Unterseite der Elytren als jene Zellen, die den »phosphoreszierenden Schleim« enthalten.

Auf die Zeichnungen, die Jourdan gibt, sei an passender Stelle hingewiesen.

Die Tatsache, daß von 1885 an keine neueren Untersuchungen über unser Thema vorliegen, muß um so auffallender erscheinen, als

---

[1] Die benutzte Literatur ist am Ende dieser Arbeit in alphabetischer Reihenfolge der Autorennamen angegeben.

Acholoe leicht zu beschaffen ist und das Tier ein sehr kräftiges Licht ausstrahlt, welches sogar bei Tage kaum übersehen werden kann.

Habitusbild des Tieres.

(Textfig. 1.)

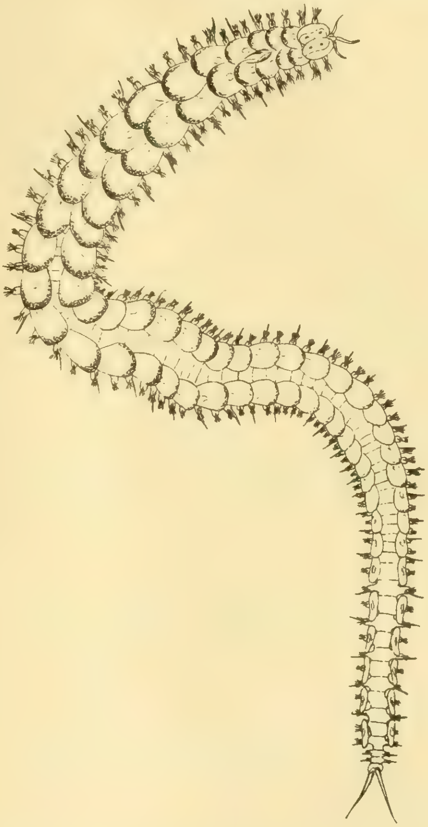
Acholoe astericola ist ein dorsoventral abgeplatteter Wurm, dessen Länge im Mittel 4—5 cm und dessen Breite 4 mm beträgt. Am Kopfe sitzen vier kleine schwarze Augen, die dem Cerebralganglion aufzuliegen scheinen, und drei Cirren, von denen der mittlere, nach vorn gerichtete, viel kräftiger entwickelt ist, als die beiden seitlichen.

Die Zahl der Rumpfsegmente wechselt sehr und dürfte durchschnittlich mit 100 anzugeben sein.

Die Segmente tragen abwechselnd Dorsalcirren oder Elytren. Beide Anhänge sind als homologe Gebilde aufzufassen, welch alte Ansicht die jüngst erschienene Arbeit Hans Dunckers neu bestätigt hat.

Die Elytren sind zarthäutige Schuppen, die auf dem muskulösen Elytrenträger, dem Elytrophor, wie der Hut eines Pilzes aufsitzen. Ihre Umrißform variiert etwas; am ehesten kann man sie mit einer Bohne vergleichen, deren eines Ende verdickt ist.

Die Elytren sind beweglich, auffallend ist die Erscheinung, daß sie durch starke Kontraktionen der Elytrophormuskulatur leicht abgeworfen werden können.



Textfig. 1.
Habitusbild von *Acholoe astericola* nach lebendem Tier (dreimal vergrößert).

Ihr freier Rand ist in der Regel mit einem Halbmond dunklen Pigmentes geziert, der aber auch gänzlich fehlen kann.

Acholoe bewegt sich in charakteristischen wurmartigen Krümmungen mit Hilfe der borstenbewehrten Parapodien weiter. Die kräftigen Parapodien lassen einen ventralen und dorsalen Ast erkennen. Im ventralen Ast, der den kleinen Ventralcirrus trägt, stecken vier bis fünf starke, einziehbare Borsten.

Der dorsale Ast ist ähnlich wie der ventrale mit Borsten ausgestattet und trägt entweder den kräftigen Dorsalcirrus und die **T**-förmige Kieme oder die Elytre.

Gegen das hintere Körperende zu werden die Segmente kleiner. Das letzte Segment, an dessen ventraler Seite die Afteröffnung mündet, trägt keine Parapodien mehr, wohl aber zwei stark entwickelte Dorsalcirren, die nahe aneinander gerückt sind, und die auf einen Höcker reduzierten Ventralcirren.

Acholoe lebt, wie schon erwähnt, in den Ambulacralrinnen von *Astropecten*-Arten als Raumparasit, ohne den Wirt irgendwie zu schädigen, verläßt mitunter auch seinen Zufluchtsort und kriecht auf dem Seestern umher.

Das Tier ist mit seiner Farbe der Färbung der Umgebung angepaßt, in der es sich aufzuhalten pflegt.

Sein rosaroter oder hellbrauner Körper, an dessen Ventralseite über das ganze Tier hin drei dunkle Streifen laufen, schmiegt sich an die Färbung der Ambulacralrinnen des Seesternes so an, daß ihn sogar das menschliche Auge beim Durchsuchen der Armfurchen des Wirtes leicht übersehen kann, besonders auch deswegen, weil die Elytren durchscheinend sind und in ihrer Färbung den Füßchen des Seesternes ähnlich sehen.

Eigne Beobachtungen am lebenden Tier. Reizversuche.

Zunächst kam es mir bei den Untersuchungen des lebenden Tieres darauf an, den Ort des Leuchtens möglichst genau festzustellen.

Panceri gibt auf seiner Taf. III, Fig. 2 u. 3 Bilder, durch die er darstellt, wie die ganze Elytre in grünlichem Schimmer erstrahlt. Im Text spricht er aber auch von einer »porzione semilunare«, die leuchtet, und gibt auch dementsprechende Abbildungen (Fig. 10 u. 11 seiner Taf. III).

Kollege Dr. Falger, der sich mit dem Leuchtphänomen bei *Acholoe astericola* eingehend beschäftigte, fand, daß nur der hintere Rand der Elytre, jener halbmondförmige pigmentierte Streif, Licht ausstrahle.

Haswell (1882) wieder gibt für *Polynoe* an, daß die ganze Elytre leuchtet, mit Ausnahme einer dunklen centralen Partie, die der Ansatzstelle des Elytrophors entspricht, »wo das lichtproduzierende Gewebe abwesend zu sein scheint«.

Meine eignen Beobachtungen ermöglichten es mir, die widersprechenden Angaben in Einklang zu bringen.

Ich stellte meine Untersuchungen an Tieren an, die mir von der k. k. zoolog. Station in Triest zugesandt wurden. Die Tiere wurden in ihrer natürlichen Wohnung, den Seesternen, in Gläsern mit frischem Seewasser von Triest nach Innsbruck geschickt und die Versuche an ihnen möglichst bald vorgenommen, da das Leuchtvermögen von *Acholoe* im Aquarium wahrscheinlich wegen Mangels an Nahrung — ich arbeitete im Winter — rasch abnahm.

Als Reize verwendete ich entweder einfache mechanische Eingriffe (Berührung, Stoß, Durchschneiden der Tiere . . .), Reize, die den natürlichen Verhältnissen am nächsten kommen, oder elektrische Ströme. Letztere Methode hat vor chemischer Reizung den großen Vorteil, daß man den Augenblick der Reizung genau wählen kann und daher eine Beobachtung des Leuchtvorganges leichter möglich ist.

Bei der elektrischen Reizung verwendete ich einen Induktionsapparat mit verschiebbarem Rollenabstand. Im primären Kreis war ein Bunsensches Tauchelement, im sekundären Kreis waren 10 312 Drahtwindungen eingeschaltet.

Ein Dubois-Raymondscher Schlüssel ermöglichte das Öffnen und Schließen des Stromes. Als Pole wurden Stanniolstreifen verwendet, auf die das Objekt gelegt wurde, und die auf einer als Objektträger zweckmäßig zugeschnittenen Glasplatte aufgeklebt waren. Auf dem einen Streifen wurde ein Stück Stanniolpapier beweglich angebracht, so daß der Abstand der Pole beliebig vergrößert und verkleinert werden konnte, was sich, da ich es mit verschieden großen Objekten zu tun hatte, als praktisch erwies.

1. Beobachtungen bei mechanischer Reizung.

Trotz der zahlreichen Beobachtungen, die ich machen konnte, sah ich nie, daß ein Tier spontan aufleuchtete.

Immer war zur Auslösung der Lichterscheinung ein Reiz notwendig. Bei ganz frischen Tieren bedurfte es allerdings nur einer ganz geringfügigen Ursache, um das Aufblitzen des Lichtes zu bewirken. Es genügte schon, wenn ein Wurm über den andern hinschwamm und dabei eine leichte Berührung erfolgte. Sofort leuchteten die auf diese Weise gereizten Elytren in intensivem grünlichen Lichte auf.

Dieselbe Erscheinung trat ein, wenn ein Tier bei seinen heftigen schlängelnden Bewegungen sich selbst z. B. mit der Schwanzspitze berührte.

Nachahmen kann man solche leichte Berührungen durch Betupfen mit einer Nadel. Dabei erfolgt dieselbe Reaktion.

Geht man zu stärkeren Reizen über, indem man über die Elytren mit einer Nadel hinstreicht oder das Tier mit einem scharfen Schnitt durchtrennt, so blitzen alle gereizten Elytren intensiv auf. Das Licht ist in allen diesen Fällen intermittierend, die Elytren blitzen innerhalb mehrerer Sekunden 20—30 mal rasch hintereinander auf. Das Licht ist so kräftig, daß man es bei hellem Tage sehen kann.

Beim raschen Durchschneiden des Tieres ist es interessant zu beobachten, daß nur der caudalwärts gelegene Abschnitt — man kann vom Tier mit demselben Effekt wiederholt Stücke abschneiden — an allen seinen Elytren das Lichtphänomen zeigt, die Vorderhälfte des Tieres hingegen völlig ungereizt bleibt und an ihr keinerlei Lichterscheinung auftritt. Die Reizleitung kann also nur vom Kopf gegen den Schwanz zu erfolgen. Meist kriecht der Vorderteil ruhig weiter, als ginge ihm das Hinterende gar nicht ab. Dieses Verhalten des Tieres ist ein günstiger Umstand für die Untersuchungen im Binnenlande, wo man bei Arbeiten an lebenden marinen Tieren ja fast immer mit Materialmangel zu kämpfen hat, weil man das ungereizt gebliebene Vorderende zu weiteren Versuchen wie ein frisches Tier verwenden kann.

Schon mit freiem Auge, noch besser unter der Lupe, sieht man, daß an frischen Tieren die ganze Elytre aufleuchtet, mit Ausnahme ihrer centralen Partie, der Ansatzstelle des Elytrophors, die dunkel bleibt.

Doch beobachtete ich auch einige Male an Elytren des stark gestreckten Schwanzteiles, die sich flach schüsselförmig einklemmten (siehe Textfig. 1), daß bei ihnen gerade die centrale Partie hellleuchtender erschien als der Rand.

Panceri gibt ein Bild (Fig. 11 auf seiner Taf. III), in dem er die Insertionsstelle des Elytrophors als hellen Halbmond malt, was sich vielleicht mit meiner Beobachtung deckt.

Eine Wiederholung der Versuche am selben Tier war in vielen Fällen möglich, wenn man es entsprechend lange sich in frischem Seewasser erholen ließ.

2. Genauere Beobachtungen bei elektrischer und mechanischer Reizung.

Bei elektrischer Reizung sind die Lichterscheinungen im wesentlichen dieselben wie bei mechanischer.

Schickt man den Strom durch ein ganzes Tier — die Reizschwelle ist je nach dem Zustande des Wurmes eine verschieden große — oder durch Stücke des Tieres, so leuchten alle Elytren ziemlich gleichzeitig auf.

Auch einzelne Elytren können bei Anwendung stärkerer Ströme zum Leuchten gebracht werden.

Man arbeitet bei diesen Versuchen praktisch unter einem schwarzen Tuche, weil man so nach Belieben Licht und Dunkel wechseln oder auch, was manchmal günstig ist, im Halbdunkel beobachten kann.

Als ich auf Grund histologischer Untersuchungen die eigentlichen »Leuchtorgane«, Papillen und Drüsen, gefunden hatte, richteten sich meine Reizversuche auf bestimmte Ziele:

1) Wollte ich womöglich isolierte einzelne »Leuchtpunkte«, die den Leuchtorganen entsprechen sollten, statt des gleichmäßigen Lichtschimmers beobachten;

2) den Austritt von Leuchtsekret sehen;

3) das vermutete Secret auch an eingetrockneten Tieren oder getrennt vom Tier leuchtend beobachten, angeregt durch die Versuche Giesbrechts, die er mit seinen leuchtenden Copepoden angestellt hatte;

4) die Abhängigkeit des Leuchtens von der Einwirkung des Nervenreizes genauer erforschen.

Für die ersten drei angeführten Punkte waren meine Versuche von negativem oder zweifelhaftem Erfolg begleitet.

Es gelang mir trotz aller Mühe bei der mikroskopischen Beobachtung nicht, einzelne »Leuchtpunkte« herauszufinden, ein Mißerfolg, der begreiflich erscheint, wenn man sich Vorstellungen darüber macht, wie das Leuchten eigentlich zustande kommt. An späterer Stelle sollen diese Gedanken zusammenhängend dargestellt sein.

Den Austritt von Leuchtsecret aus der Papille zu beobachten, könnte nur bei exakter Einstellung eines Leuchtorgans bei starker Vergrößerung unter gleichzeitiger Reizung des Objekts gelingen. Vor allem ist notwendig, daß das Leuchtorgan noch möglichst »geladen« zur Beobachtung kommt, weil nur so die Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, daß überhaupt noch Secret da ist. Dieser ungereizte Zustand der Leuchtorgane läßt sich bei der mikroskopischen Untersuchung aber kaum verwirklichen.

Wählt man ein ganzes frisches Tier zur Untersuchung, so ist eine genaue Einstellung des Papillenporus kaum möglich, weil sich das Tier bewegt, da man ihm, um es nicht zu reizen, unter dem Deckgläschen eine gewisse Bewegungsfreiheit gönnen muß. Zwängt man hingegen das Tier zwischen Deckglas und Objektträger ein, um es bewegungslos zu haben, so wird es durch den Druck gereizt, und die Leuchtdrüsen entleeren sich, bevor man zur Beobachtung kommt.

Auch Kokainisierung des Wurmes führte zu keinem Erfolg, weil das nicht gänzlich gelähmte Tier sich bei Reizung doch noch bewegte, eine totale Lähmung aber die Lichterscheinung unmöglich machte.

Für die mikroskopische Untersuchung zum Studium des Secretausflusses günstiger wäre die einzelne Elytre, weil an ihr die Leuchtpapillen bei Anwendung von Diaphragmen ohne gedrückt zu werden beobachtet werden können.

Aber hier besteht die Schwierigkeit wieder darin, daß das Abtrennen der Elytre vom Tier ein starker Reiz ist, der alle Leuchtorgane zur Entladung bringt. Immer, auch an kokainisierten Tieren, leuchten die abgelösten Elytren lebhaft auf, mag die Abtrennung nun mit scharfem Schnitt oder auch durch vorsichtiges langsames Loslösen erfolgen.

Am ehesten — theoretisch wenigstens — würde noch folgender Weg zum Ziele führen: Man trennt Elytren von den Tieren ab und läßt die abgetrennten Elytren sich in Seewasser (etwa 1 Stunde lang) erholen. Dann bringt man sie vorsichtig in Seewasser unter das Deckgläschen, stellt sich eine Papille unter starker Vergrößerung ein und reizt sodann elektrisch.

Aber auch auf diese Weise konnte ich Secretausfluß mit Sicherheit nicht beobachten.

Umsonst auch versuchte ich die rohere Methode, mit einem Druck auf das Deckgläschen die letzten Reste des Secretes aus den Leuchtpapillen herauszuquetschen.

Nun brachte ich Tusche in das Seewasser, in der Hoffnung, daß durch den Secretaustritt die Tuschpartikel verdrängt würden. Tatsächlich bildeten sich bei leichtem Druck auf das Deckgläschen um die Leuchtpapillen zarte helle Ringe. Doch wage ich nicht zu behaupten, daß es wirklich Secretmengen waren, die in dem hellen Hof um die Papille ihren Ausdruck fanden.

Es wäre auch möglich, daß durch den Druck einfach die dunkle Tuschlösung rings um die Papille verdrängt wurde und so der helle Hof entstand.

Ein weiterer Versuch, den auch GIESBRECHT mit seinen Copepoden anstellte, war der, *Acholoe* in reinem Glyzerin elektrisch zu reizen. Es sollte auf diese Weise das durch Reizung abgeschiedene Secret bei Zuströmen von Seewasser leuchten.

Die Tiere wurden aber in Glyzerin rasch abgetötet, und dies war wohl die Ursache, daß überhaupt kein Leuchtsecret abgeschieden wurde, ein Aufleuchten demnach auch nach Zusatz von Seewasser nicht erfolgen konnte. Zerzupfen und Zerreißen der Elytren führte ebenso zu keinem Erfolg.

Die Zartheit des ganzen Leuchtorgans, wie sie die histologische Untersuchung zeigt, ließ von vornherein annehmen, daß nur minimale Secretmengen vom Tiere produziert werden. Da das Secret auch farblos und durchsichtig zu sein scheint, so ist die direkte Beobachtung um so mehr erschwert.

Die minimale Menge des Secretes und die eigentümliche Lagerung der Leuchtorgane in flachen Gruben der Elytrenoberfläche machen es verständlich, daß es nicht möglich ist, das Leuchtsecret abzustreifen und sein Leuchten auch nach räumlicher Trennung vom Tiere zu beobachten.

Ich versuchte, das Secret mit Filtrierpapierstückchen abzuwischen und ließ den abgestrichenen Schleim eintrocknen. Dabei aber erschien es mir von vornherein zweifelhaft, ob ich wirklich Leuchtsecret isoliert hatte und nicht vielmehr nur den Schleim, mit dem *Acholoe* auch sonst am Körper bedeckt ist.

Ein Wiederbefeuchten mit Seewasser der mit Secret getränkten Papierstückchen ergab keinerlei Leuchtreaktion.

Ebenso erfolglos blieb die Zufuhr von Seewasser zu eingetrockneten Tieren, ob diese nun vor der Eintrocknung gereizt oder nicht gereizt worden waren. Das Leuchtsecret verliert also seine Fähigkeit zu leuchten sehr bald.

Zum Eintrocknen legte ich die Tiere auf Filtrierpapier. Dabei bemerkte ich, daß die Tiere einen Zustand durchmachten, in dem sie völlig bewegungslos waren, aber, in frisches Seewasser übertragen, wieder zu neuem Leben erwachten.

Tiere in solchem Stadium, das ich als »Trockenstarre« bezeichnen will, schienen mir für weitere Untersuchung mittels elektrischer Reizung günstig zu sein, denn sie boten den Vorteil völliger Bewegungsstarre, und doch war in ihnen das Leben noch nicht erstorben.

Auf Grund histologischer Bilder hatte ich mir die Idee gebildet, daß die secretorische Tätigkeit der Leuchtdrüsen direkt durch Nervenreize erregt werden könne. War diese Idee richtig, so konnte ich nun durch Versuche an den durch die Eintrocknung muskelstarren Tieren den Beweis dafür liefern.

Ich legte das »trockenstarre« Tier — bei einiger Übung findet man den richtigen Moment dieses Zustandes leicht heraus —, ohne es mit Seewasser zu benetzen, auf die Elektroden des Reizapparates und schickte den elektrischen Strom hindurch.

Das Tier leuchtete in seiner ganzen Länge ruhig und gleichmäßig auf. Das Licht war kontinuierlich, in einem besonders günstigen Falle konnte die Erscheinung mit allmählichem Erlöschen des Lichtschimmers etwa eine halbe Minute lang beobachtet werden. Verwendete ich schwache Reize, so konnte ich das Leuchtphänomen durch Öffnen und Schließen des Stromes einigemal unterbrechen und wieder hervorrufen. Die Elytren blieben während des Leuchtens vollkommen ruhig, die Muskeltätigkeit war demnach ausgeschaltet, nur die Reizbarkeit der Nerven noch erhalten.

Es ist durch die Experimente mit »trockenstarren« Tieren eine Handhabe gegeben, den unter normalen Verhältnissen intermittierend, blitzartig sich abspielenden Leuchtvorgang zu verlangsamen und ruhiger zu gestalten, so daß eine genauere Lokalisierung des Lichtes auf der Elytrenoberfläche möglich ist.

Reizte ich solche im richtigen Stadium der Trockenstarre befindliche Tiere mit möglichst schwachen Strömen und beobachtete dabei unter dem Mikroskop, so konnte ich manchmal deutlich sehen, wie das Leuchten in der mit Leuchtdrüsen am stärksten besetzten Zone der Elytre, die dem pigmentierten dunklen Elytrenrand parallel läuft, zuerst auftrat und dann der Lichtstreif sich gegen das Centrum der Elytre zu verbreitete. Auf dem Höhepunkt der Lichterscheinung lag der Elytrophor als dunkle Insel inmitten des Lichtschimmers.

Diese Erscheinung gab mir den Anhaltspunkt, die widersprechenden Angaben über die Größe der leuchtenden Elytrenfläche in Einklang zu bringen:

Nur bei leuchtkräftigen Tieren erstrahlt die ganze Elytre in grünlichem Lichte, bei in ihrer Leuchtkraft geschwächten Würmern jene halbmondförmige Zone, die die meisten Leuchtorgane trägt, wo daher das Leuchtsecret zuerst reichlich austritt.

Auch beim Abklingen des Lichtes hält sich der Schimmer in dieser Zone am längsten.

Untersuchungen am konservierten Material.

Technisches.

Das für die histologischen Untersuchungen notwendige Material erhielt ich entweder schon konserviert aus der zoologischen Station in Triest, oder ich benützte dazu die mir lebend überschickten und bei den Reizversuchen verwendeten Tiere.

Als Konservierungsflüssigkeiten fanden Sublimat, Alkohol (80%ig), Formol (4%ig) und Osmiumsäure (1%ig) Verwendung. Die Sublimatkonservierung bewährte sich für die histologischen Feinheiten am besten.

Die Tiere wurden in konzentriertem Sublimat getötet, nach zwei bis vier Tagen aus dem Sublimat in Alkohol (80%ig) übertragen. Die sich bildenden kleinen Drusen von Sublimatkristallen erfordern ein sorgfältiges Auswaschen in Jodalkohol.

Die Formolkonservierung scheint für die Erzielung der Färbungseffekte mit Thionin und Methylenblau notwendige Vorbedingung zu sein.

Zur Färbung der Totopräparate und der Schnitte wurden verwendet: Hämatoxylin Delaf., Orange (Alk. 50%), HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, Eosin, Hämalaun, Mucikarmin, Thionin und Methylenblau.

BIELSCHOWSKYS Versilberungs- und Vergoldungsmethoden zum Auffinden der feinsten Nervenfasern bewährten sich nicht.

Allen Färbemethoden wurden mit kleinen Abweichungen die Angaben LEE und MAYERS zugrunde gelegt.

Die Doppelfärbung mit Hämatoxylin Delaf. und Orange gibt bei Querschnitten durch das ganze Tier und dickeren Schnitten durch die Elytren gute Bilder.

Für das Studium der Kernverhältnisse leistet die HEIDENHAINsche Färbung vorzügliches. Mit ihr läßt sich auch die Eosinfärbung, die die Muskeln rötet, gut verbinden.

Die Entdeckung der Leuchtpapillen verdanke ich dem MAYERschen Mucikarmin, das mir in alkoholischer Stammlösung gebrauchsfertig zur Verfügung stand.

Thionin und Methylenblau gaben hübsche Negativbilder des Nervennetzes und der Papillenbezirke in den Elytren. Nerven und Leuchtorgane blieben hell auf violettem oder dunkelblauem Grunde.

Zur Herstellung ganz dünner Querschnitte durch die Elytre (bis zu 2 μ) empfiehlt sich die Einbettung in reines hartes Paraffin, ohne Beimengung von weichem.

Mikroskopische Beobachtungen an der Elytre.

Hand in Hand mit den Reizversuchen gingen die histologischen Untersuchungen an dem lichtproduzierenden Teile des Tieres, der Elytre. Es ergänzten sich die Beobachtungen am lebenden Tier, an Totopräparaten einzelner Elytren und an Querschnitten durch das ganze Tier oder die einzelne Elytre.

1. Beobachtungen an Totopräparaten.

(Tafel VI, Fig. 1 u. 2.)

An der Stelle, wo der Elytrophor in die Elytre übergeht, schwillt der an der Außenseite des Elytrenträgers emporziehende Nerv zu einem Ganglion an, von dem aus Nervenäste die ganze Elytre durchziehen, die sich in ein reiches Netzwerk feinster Nervenfasern auflösen.

Die Elytren liegen dachziegelartig übereinander, und zwar so, daß beim ruhenden Tier die Elytren eines Segmentes die des nächsten annähernd bis zum Elytrophor überdecken.

Jene Teile der Elytren, die unter das Hinterende der vorderen eingreifen, sind oberseits mit

Zähnchen

besetzt, die den Zweck haben, bei den Bewegungen des Tieres das Aneinanderhaften der Elytren und die Sicherung der gegenseitigen Lagebeziehungen zu ermöglichen.

Unter jedem Zähnchen sieht man einige dunkle Kerne durchschimmern, die den »Odontoblasten«, den zähnchenbildenden Zellen, zuzurechnen sind.

Die zähnchenbesetzte Partie der Elytre ist weniger reich innerviert als die ihr gegenüberliegende, an der die Leuchtorgane zu finden sind, und die meist schon makroskopisch durch jenen dunklen Pigmentstreif gekennzeichnet ist.

Das Pigment steht mit dem Leuchtvermögen in keinem Zusammenhange. Es kann auch gänzlich fehlen, ohne daß der histologische Bau pigmentfreier Elytren sich von pigmentierten in irgend etwas, außer dem Fehlen der Pigmentkörner, unterscheiden würde, oder in der Intensität des Lichtes Unterschiede wahrzunehmen wären.

2. Die eigentlichen Leuchtorgane

finden sich am freien Rande der Elytre, in der Anordnung wie es Fig. 1, Taf. VI zeigt.

Bei Oberflächenansicht, unter stärkerer Vergrößerung (Fig. 2), stellen sie sich als runde cuticulare, durchbohrte Papillen dar, deren Porus nicht immer genau polständig ist, sondern auch etwas seitlich gerückt sein kann. Diese Papillen sind in flachen Gruben der Elytrenoberfläche eingesenkt. Sie schauen entweder nach oben oder etwas seitlich, gegen die Flanken des Tieres hin.

Ich entdeckte diese Gebilde an Mucikarminpräparaten, an denen sie sich wie dunkelrote Knöpfe von blässer rot gefärbtem Grunde abhoben.

Schon die starke Färbung mit Mucikarmin wies darauf hin, daß die Papillen Secret (Schleim) enthalten.

Die Zone der Leuchtorgane grenzt hart an den dunklen Pigmentgürtel, hier und da findet man ein Leuchtorgan in einem kleinen hellbleibenden Kreis, der ganz von Pigment umschlossen ist.

Die ganze Oberfläche der Elytre erscheint durch die regelmäßige Anordnung der Epithelzellen polygonal gefeldert. In jeder Epithelzelle liegt ein deutlicher Kern. Die Zellen erscheinen fein punktiert, ein Eindruck, der durch das unter ihnen liegende Fasergewebe hervorgerufen wird.

In der regelmäßigen Verteilung der Epithelkerne fallen sternförmige Kernanhäufungen unter den Leuchtpapillen auf, die, wie später dargestellt werden soll, den »Leuchtdrüsenzellen« zuzuschreiben sind.

Die Nervenzüge sind von rundlichen, sich dunkel färbenden Kernen begleitet, die stellenweise kettenförmig angeordnet erscheinen.

3. Beobachtungen an Querschnitten.

a. Allgemeiner histologischer Aufbau der Elytre.

(Tafel VI, Fig. 3—6.)

Die Elytre ist entwicklungsgeschichtlich als eine Ausstülpung der äußeren Körperhaut des Tieres aufzufassen. Nach H. Duncker besteht sie aus einem dorsalen und ventralen, am Rande zusammengewachsenen Integumentalblatt. Dementsprechend ist sie von Epidermiszellen bekleidet, die an der Ober- und Unterseite der Elytre sehr ähnlich gestaltet sind.

Sie sind cylindrische, polygonale Zellen, mit rundlichen großen Kernen, die knapp unter der Cuticula liegen. Nach außen scheiden die Epidermiszellen die Chitincuticula ab, die an der Dorsalseite der Elytre in der Regel etwas dicker ist als an ihrer ventralen Seite, nach innen zu senden sie zahlreiche Fasern quer durch die Elytre aus, die unter dem Begriff des »subepithelialen Fasergewebes« zusammengefaßt werden. Die dunkelbraunen Pigmentschollen sind im Zellkörper der dorsalen Epithelzellen eingeschlossen.

»Subepitheliales Fasergewebe« nennt Duncker das Gewebe, das den Raum zwischen dorsaler und ventraler Epithelschicht ausfüllt.

In der Regel durchqueren seine Fasern die Elytre in dorsoventraler Richtung, doch können sie auch Anastomosen bilden und so den Eindruck einer Netzstruktur hervorrufen.

In der Mitte dieses Fasergewebes findet man Zellen gleichfalls mit faserigen Ausläufern, die sich im übrigen Fasergewirr verlaufen. Diese Zellen enthalten Kerne, die kleiner sind als die Kerne der Epithelzellen und sich intensiver färben.

Duncker nennt diese Zellen kurz »Fasergewebe«.

Die reichverzweigten Nerven verlaufen im subepithelialen Fasergewebe. Sie setzen sich aus parallel laufenden Nervenfasern zusammen und nehmen an Dicke vom Ganglion gegen den Elytrenrand allmählich ab. Die feinsten Enden reichen an die Peripherie der Elytren heran, über ihren Zusammenhang mit den übrigen Gewebselementen konnte ich keine exakten Beobachtungen machen.

Die Nerven sind in ihrem Verlauf von den schon erwähnten länglichen oder spindelförmigen Kernen begleitet. Duncker schließt sich in der Deutung dieser Kerne früheren Autoren (Rohde, Wawrzik, Retzius, Joseph) an und rechnet sie zu einer Art Nervenscheide, die dadurch entsteht, daß sich die Fasern des »Fasergewebes« eng um den Nervenstrang herumlegen.

Die Muskeln, die den Elytrophor in starken Strängen durchziehen, gehen zum Teil auch in die Elytre über. Sie breiten sich an ihrer Unterseite flächenhaft aus und sind an Querschnitten besonders bei Eosinfärbung gut zu erkennen.

Die Fig. 4 und 6 geben Bilder der rosenkranzartig gestalteten Querschnitte der Muskelfasern.

Die Zähnchen (Fig. 6) erweisen sich durch ihr Verhalten bei Färbungen aus anderm Material aufgebaut wie die übrige Cuticula. Während die Cuticula sich färbt, bleibt die Substanz der Zähnchen heller, bei Mucikarminfärbung hellgelb.

Die Zähnchen sind etwas gegen das Centrum der Elytre gekrümmte, kegelförmige, hohle Gebilde, die in die Cuticula eingesetzt erscheinen. An der Basis des Kegels ist ihre Wand sehr dick, was auf die mechanische Funktion der Zähnchen hindeutet. Die Kerne der »Odontoblastenzellen«, die die Zähnchen gebildet haben, sind an Querschnitten deutlich von denen des übrigen Epithels unterschieden. Es sind längliche, gekrümmte chromatinreiche Kerne, kleiner als die Epithelkerne.

b. Der feinere Bau der Leuchtorgane.

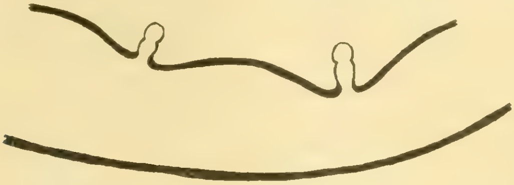
(Tafel VI, Fig. 3*b* u. 4.)

Die Leuchtorgane fallen an Querschnitten durch die aus der Cuticula weit vorspringenden Papillen auf.

Diese Papillen sind birnförmig oder ähnlich wie Isolatoren von

Telegraphenleitungen (Textfig. 2) gestaltet. Letztere Form scheint bei ausgewachsenen älteren Elytren häufiger vorzukommen.

Ein feiner Kanal durchbricht sie in ihrer ganzen Länge. Die Wände des Kanals sind nicht durch die Cuticula selbst gegeben, sondern es schiebt sich zwischen Kanal und der Papillencuticula eine sich zart färbende Masse ein, in der der Kanal eingebohrt erscheint.



Textfig. 2.
Isolatorenförmige Papillen. Es ist nur die Cuticula gezeichnet. Vergr. 750.

Man kann diese Masse wohl am ehesten als Secretmengen deuten, die im Papillenhohlraum haften geblieben sind. Lassen es doch die Gestalt der Papille, ihre verengerte Mündung nach unten gegen die Drüsenzellen zu, ihr enger Porus, mit dem der Kanal sich nach außen öffnet, bei den isolatorförmig gestalteten Papillen noch überdies die ringförmige Einschnürung unter dem Köpfchen der Papille, begreiflich erscheinen, daß bei einer ruckweisen Entleerung des Leuchtsecretes der Innendruck der Elytre sich nur in der Achse der Papille fortpflanzen kann und daher nur das in ihr gelegene Secret mitreißt.

Die seitlich der Papillenlängsachse befindlichen Secretmengen bleiben haften, so daß auf diese Weise im mikroskopischen Bilde die zarte Kontur des Kanales zum Ausdruck kommt (Textfig. 3).

An einigen Präparaten konnte ich im Porus der Papille bei Hämatoxylinfärbung ungefärbt gebliebene Secretpfropfen bemerken, ähnlich wie es die schematische Textfigur 3 (S. 90) zeigt.

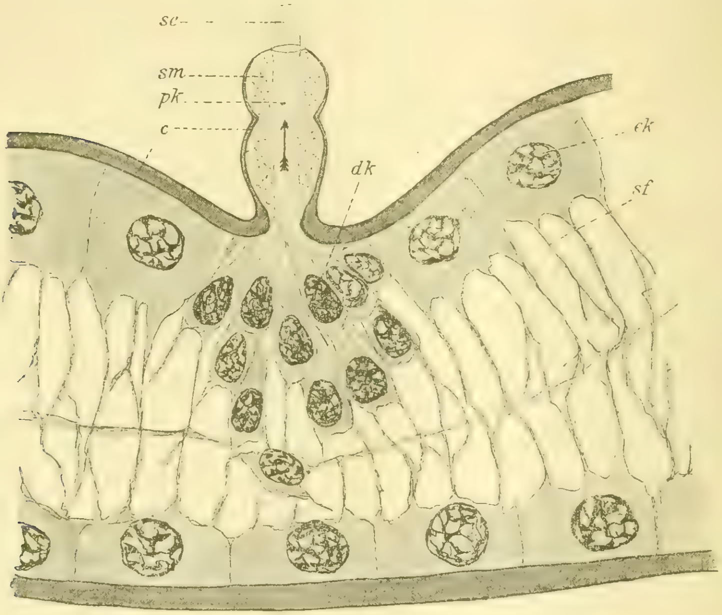
Eine andre Deutung der Verhältnisse des Papillenkanals wäre die, daß plasmatische Ausläufer der Matrixzellen noch in die Höhlung der cuticularen Papille reichen und dort einen Wandbelag bilden. Trotz der Durchsicht zahlreicher Präparate konnte ich diese Fragen nicht entscheiden und lasse daher die Möglichkeit beider Erklärungen offen.

Am Grunde der Papille häufen sich im Innern der Elytre längliche oder birnförmige chromatinreiche Kerne, die von Fasern umgeben scheinen, die gegen die untere Papillenöffnung gerichtet sind.

Manchmal ist die Anhäufung der Kerne eine so mächtige, daß an dickeren Schnitten der Eindruck einer ganzen Traube von Kernen erzeugt wird, die mitunter fast die ganze Höhe der Elytre ausfüllt.

Diese Kerne weisen auf Zellen hin, denen ich die Produktion des Leuchtsecretes als Funktion zuschreibe, die Leuchtdrüsenzellen.

Den genauen Zusammenhang dieser Leuchtdrüsenzellen mit dem Papillenkanal zu beobachten, gelang mir trotz vieler Schnittserien nicht. Die Zartheit des Objekts und infolgedessen die Kleinheit der histologischen Elemente lassen diesen Beobachtungsfehler entschuldbar erscheinen. Vielleicht gelingt es, diese Lücke durch Studien an größeren, der *Acholoe astericola* nahe verwandten leuchtenden Formen zu ergänzen.



Textfig. 3.

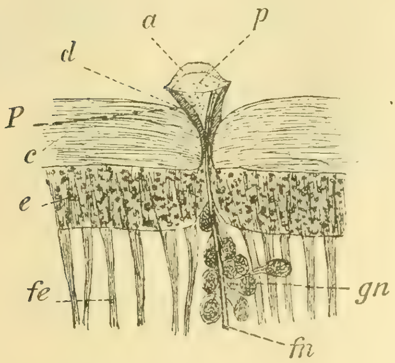
Schematisches Bild eines Leuchtorgans. *se*, Secretpfropf; *sm*, altes Secret; *pk*, Papillenkanal; *c*, Cuticula; *dk*, Drüsen und Drüsenkerne; *sf*, subepitheliales Fasergewebe; *ek*, Ectodermkerne.

Als »Leuchtorgan« soll eine Papille samt dem ihr zugehörigen Komplex von Leuchtdrüsenzellen bezeichnet sein.

Daß fast alle »Leuchtorgane« mit den Nervenzügen in engem Zusammenhange stehen, scheint mir, obwohl ich an Schnitten keine zweifellose Verbindung feinster Nervenfasern mit den Leuchtdrüsenzellen nachweisen konnte, abgesehen von den dafür sprechenden Reizversuchen, schon auf Grund des färberischen Verhaltens von Nerven und Leuchtorganen in hohem Grade wahrscheinlich zu sein.

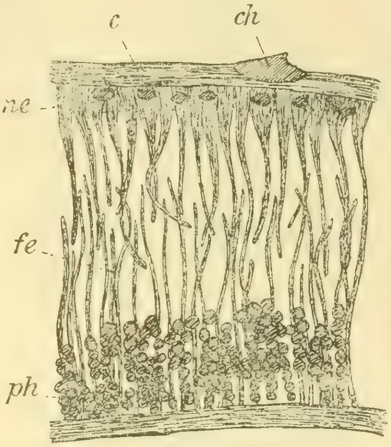
Die Nervenzüge nämlich und die Leuchtorgane nahmen, wenn Formolmaterial verwendet wurde, die Methylenblau- und die Thioninfärbung nicht an, so daß sich die Leuchtorgane als helle Flecken, die an den gleichfalls hellen Nerven sitzen, auf dunkelblauem oder violettem Grunde repräsentieren. Diese Färbungskontraste geben ein hübsches mikroskopisches Bild, bei dem sich der Eindruck von »Leuchtorganen« in Totopräparaten dem Beschauer förmlich aufdrängt.

Jourdan (1885), der als erster Elytren leuchtender Polynoiden geschnitten hat, gibt zwei Querschnittsbilder, die hier mit Deutung der histologischen Elemente, wie sie dieser Autor gibt, wiedergegeben sein sollen (Textfig. 4 und 5).



Textfig. 4.

Papille der Elytre von *Polynoe Grubiana* nach Jourdan. *c*, Cuticula; *e*, Epiderme; *fe*, Fibrilles épidermiques; *P*, Papille; *cl*, Calice chitineuse; *a*, Couvercle de la papille; *p*, Amas protoplasmatiques; *gn*, Ganglion; *fn*, Fibre nerveuse.



Textfig. 5.

Querschnitt durch die Elytre von *Polynoe torquata* nach Jourdan. *c*, Cuticule; *ch*, Plaque chitineuse; *ne*, Noyaux de l'épiderme; *fe*, Fibrilles épidermiques; *ph*, Cellules de l'épiderme de la face inférieure de l'élytre transformées en cellules à mucus phosphorescentes.

Jourdan faßt unsre Leuchtpapillen als Sinnesorgane auf und hält die Querschnitte der Muskeln, die die Elytre durchziehen, für die Zellen, »welche den leuchtenden Schleim produzieren«.

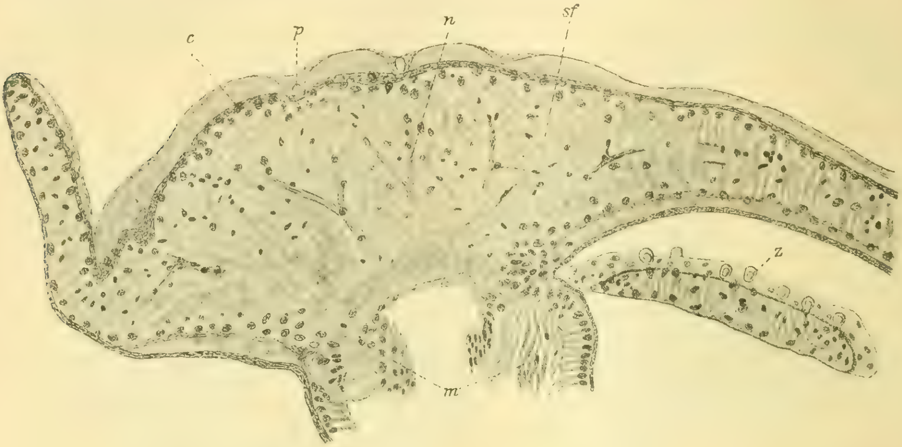
Gerade Jourdans Bilder lassen mir die oben ausgesprochene Hoffnung berechtigt erscheinen, daß genauere histologische Untersuchungen mit unsern modernen Färbemitteln der von ihm studierten, größeren, leuchtenden Formen noch mehr Klarheit in unser Verständnis der histologischen Details und ihren Zusammenhang mit dem Leuchtvorgange bringen werden.

c. Die Gewebe der jungen Elytre.

Unter den mir zu Gebote stehenden Präparaten konnte ich auch einige Querschnitte durch die jungen Elytren eines regenerierten Schwanzes von *Acholoe* studieren.

An der jungen Elytre fällt vor allem auf, daß sie nicht so flach gedrückt erscheint wie die ausgebildete Elytre (Textfig. 6).

Die Textfig. 6 gibt etwas schematisiert einen Querschnitt wieder, der die junge Elytre etwas schief getroffen hat.



Textfig. 6.

Junge Elytre von *Acholoe astericola* im Querschnitt. Nach einem Hämatoxylin-Orangepräparat. *c*, Cuticula; *m*, Muskeln; *n*, Nerven; *p*, Leuchtpapillen; *sf*, subepitheliales Fasergewebe; *z*, Zähnchen. Vergr. 330.

Das »Fasergewebe« ist noch ziemlich kompakt, die Cuticula maschig strukturiert, die Differenzierung der Leuchtdrüsenkerne von den Kernen des Epithels noch nicht in dem weitgehenden Maße erfolgt, als dies bei der ausgewachsenen Elytre der Fall ist.

Wertvoll sind diese Querschnitte aber besonders deswegen, weil man an ihnen sehen kann, wie die Nerven sich in der Elytre gabeln und ihre Äste auf die Leuchtorgane zustreben.

Der kleine Anschnitt des zähnchenbesetzten Teiles einer jungen Elytre auf Textfig. 6 zeigt, daß die Zähnchen anfangs hohle, blasenartige Gebilde darstellen, die sich erst später in die charakteristischen Spitzkegel, wie wir sie an der ausgewachsenen Elytre kennen gelernt haben, verwandeln.

d. Zur Homologie von Dorsalcirrus und Elytre.

Bei der Durchsicht der Querschnittspräparate von *Acholoe astericola* machte ich nebenher einige Beobachtungen, die ich zur Stütze der

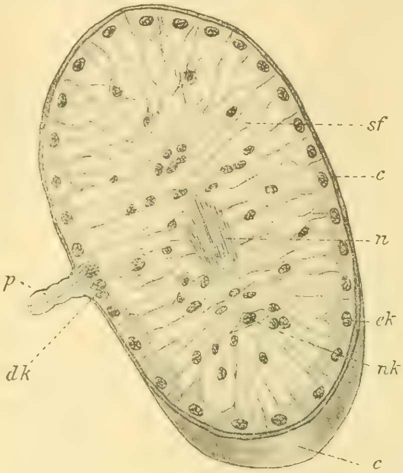
Ansicht, daß der Dorsalcirrus und die Elytre homologe Gebilde sind, nicht unerwähnt lassen möchte.

Vergleicht man einen Querschnitt durch den Dorsalcirrus von *Acholoe astericola* (Textfig. 7) mit Querschnitten durch die Elytren, so zeigt sich, daß die beide Organe aufbauenden Gewebselemente völlig die gleichen sind: Epithelzellen, Fasergewebe, Nervenscheide und Nerv umhüllt von der Cuticula.

Man könnte die Elytre daher einen flächenhaft ausgewalzten Dorsalcirrus nennen. Ihre flächenhafte Ausbreitung bringt es mit sich, daß das beim Cirrus central verlaufende, geschlossene Nervenbündel sich auflöst und reich verzweigt.

Auch besitzt der Cirrus Anhangsgebilde, Papillen, die mit den Leuchtpapillen der Elytren große Ähnlichkeit haben. Sie sind ebenfalls isolatorenförmig gestaltet und zeigen einen in ihrer Längsachse verlaufenden Kanal, der mit einem deutlichen Porus nach außen mündet.

Dieser Kanal weist auf eine secretorische Funktion der unter der Papille liegenden Zellen hin, die sich durch eine Kernanhäufung an ihrer Basis ausdrückt.



Textfig. 7.

Schräger Querschnitt durch den Dorsalcirrus von *Acholoe astericola*. Etwas schematisiert nach einem Hämatoxylin-Orangepräparat. *c*, Cuticula; *dk*, Drüsenkerne; *ek*, Epithelkerne; *n*, Nerv; *nk*, Nervenhüllkerne; *p*, Papillen; *sf*, subepitheliales Fasergewebe. Vergr. 570.

Physiologie der Leuchtorgane.

Auf Grund der histologischen Befunde und den sie ergänzenden Reizversuchen gehen wir von der Ansicht aus, daß es sich bei dem Leuchtvorgang von *Acholoe astericola* um die Bildung eines Leuchtsecretes handelt, das von eignen Drüsenzellen erzeugt und durch den Papillenkanal nach außen entleert wird; die Grundbedingung für die Lichterscheinung ist in unserm Fall die, daß das Secret mit dem Seewasser in direkte Berührung kommt.

Wie haben wir uns nun den Vorgang beim Entleeren des Secretes vorzustellen?

H. Eisig gibt in dem Kapitel »Haut« in seiner »Monographie der

Capitelliden des Golfes von Neapel« (auf Seite 303) eine schematische Skizze, die veranschaulichen soll, wie er sich die Entleerung einer Hautdrüsenzelle vorstellt.

Eisig sagt, daß wir uns einen direkten Einfluß des Nervenreizes auf die Kontraktionen der Hautfadenzellen vorstellen müssen, durch deren Zusammenziehung die zwischen den Fadenzellen liegende Hautdrüsenzelle ausgepreßt wird.

Auf ähnliche Weise können wir uns den Vorgang denken, der eine rasche Entleerung der Leuchtdrüsen in den Elytren von *Acholoe* bewirkt.

Dazu kommen noch als für die Entleerung der Leuchtdrüsen günstige Momente die Verkrümmungen und das lebhafte Schlagen der Elytren auf Reiz hin, bedingt durch das Muskelspiel des Elytrophors und der Elytre selbst, das eine gründliche, rasche Entleerung des Secrets beim normalen Tier bedeutend unterstützt.

Anders aber verhält sich die Sache, wenn wir uns an die Experimente mit den »muskelstarren«, halb getrockneten Tieren erinnern. Bei diesem experimentell hervorgerufenen Leuchtvorgang müssen wir hauptsächlich an eine direkte Einwirkung des Nervensystems auf die secretorische Funktion der Leuchtdrüsen denken. Freilich ist nicht ausgeschlossen, daß die Fasern der subepithelialen Faserschicht, die sich im Querdurchmesser der Elytren ausspannen, trotz der »Trockenstarre der Muskeln« contractile Eigenschaften erhalten haben und einen Hilfsapparat zur Entleerung der Drüsen bilden.

Es drängen sich uns nun die für die Theorie der physiologischen Grundbedingungen des Leuchtens wichtigen Fragen auf. Wird durch den Reiz nur die Entleerung des Secretsammelbehälters, in unserm Falle des Papillenkanals, bewirkt, und geht die Erzeugung der Leuchtsubstanz unabhängig vom Reiz in den Leuchtdrüsenzellen konstant vor sich, oder aber wird durch den Reiz auch eine stärkere Secernierungstätigkeit der in Betracht kommenden Zellen angeregt?

Die Beantwortung dieser Fragen kann bei *Acholoe* kaum ganz klar erfolgen, weil wir auch die beiden Akte 1) Ausstoßen des schon vorbereitend gebildeten Secretes und 2) Neubildung des Secretes auf Reiz hin, auf Grund der Beobachtung nicht voneinander zu trennen vermögen.

Ich kann mir eine ruhige Entleerung des Leuchtsecretes, also ohne Mithilfe von Kontraktionen irgendwelcher Gewebselemente, wie wir sie bei den Experimenten mit »trockenstarren« Tieren zu beobachten Gelegenheit hatten, nur so vorstellen, daß die secernierende Tätigkeit der

Drüsenzellen auf Reiz hin erhöht wird und so das sich neubildende Secret das durch kontinuierliche Tätigkeit der Leuchtdrüsen gebildete ältere aus der Papille hinausdrängt.

In welchem Augenblick nun fängt das Secret eigentlich zu leuchten an?

Wenn auch der Austritt des Leuchtsecretes bei *Acholoe* direkt nur sehr zweifelhaft beobachtet werden konnte, so sind wir zur Beantwortung obiger Frage auf Grund ähnlicher histologischer Befunde doch zu Analogieschlüssen berechtigt, die sich auf Giesbrechts Untersuchungen über den Leuchtvorgang bei marinen Copepoden stützen.

Wie bei jenen Copepoden müssen wir auch bei *Acholoe astericola* annehmen, daß das Secret nicht unmittelbar nach Austritt aus dem Papillenporus zu leuchten beginnt. Man würde sonst, wäre dies der Fall, die einzelne Papille bei sorgfältiger mikroskopischer Untersuchung doch als einen hellen Lichtpunkt erkennen müssen.

Es ist vielmehr anzunehmen, daß erst nach inniger Vermischung mit dem umgebenden Meerwasser, also etwas entfernt vom Papillenporus, das Secret ein kleines leuchtendes Wölkchen bildet, das bei mikroskopischer Betrachtung, wäre eine Isolierung möglich, nur als leuchtende Fläche (Kreis) zur Ansicht kommen könnte. Die Isolierung einer solchen kleinen Leuchtfläche ist aber deswegen nicht möglich, weil die Leuchtorgane ja verhältnismäßig sehr nahe aneinander stehen. So überschneiden und überdecken sich die einzelnen »Leuchtkreise«, und es entsteht ein einheitlicher Lichteindruck. Die flachen Gruben, in denen die Leuchtpapillen liegen, dienen als Secretbehälter, ein gegenseitiges Berühren der Leuchtkreise wird durch sie noch wahrscheinlicher gemacht.

Da das Leuchten ein Oxydationsvorgang ist, so können wir für den Unterschied zwischen dem kräftigen blitzartigen Aufleuchten der Elytren des normalen Tieres in Seewasser und dem ruhigen Glimmen bei der Reizung des »trockenstarren«, nicht mit Seewasser benetzten Tieres auch noch folgende Erklärung neben der, von der raschen und langsamen Entleerung der Leuchtorgane heranziehen:

Bei den natürlichen Lebensverhältnissen des Tieres verdünnt sich das Leuchtsecret durch Auflösung oder wenigstens Vermischung mit Seewasser stark, seine Oberfläche wird daher größer, und die Oxydation wird rasch ablaufen.

Haftet am Tier aber nur mehr ganz wenig Meerwasser, wie dies bei den Versuchen mit den trockenstarren Tieren der Fall war, so wird das Secret verhältnismäßig zähflüssig bleiben, der Oxydationsvorgang wird sich an einer relativ bedeutend kleineren Oberfläche abspielen, und die Lichterscheinung wird daher verlangsamt auftreten.

Dazu kommt, daß beim normalen Tier durch die Bewegungen der Elytre ein Wasserstrom erzeugt wird, der noch günstigere Bedingungen für einen raschen Oxydationsablauf schafft.

Die Adhäsion des Leuchtsecretes an der Elytrenoberfläche, der die flachen Gruben um die Leuchtpapillen noch zu Hilfe kommen, müssen wir uns ziemlich groß vorstellen, denn von einem Überfließen des leuchtenden Secretes über die Ränder der Elytre kann man nichts bemerken, hingegen beobachtete ich, wie schon erwähnt, ein »Fließen« des Lichtes auf der Elytrenoberfläche am Beginn und am Ende der Leuchterscheinung.

Die gewölbte Form der Elytre bringt es dabei mit sich, daß die Ansatzstelle des Elytrophores dunkel erscheint, weil sie aus dem Leuchtsecret inselartig, wie ein Schildbuckel, hervorragt.

Ändert sich die Form der Elytre aber, werden die Elytren zum Beispiel, wie dies bei Streckung des Schwanzteiles von *Acholoe* vorkommt, flach schüsselförmig, so kann die Erscheinung eintreten, daß gerade die Insertionsstelle des Elytrophors als der tiefste Teil der »Schüssel« am hellsten erscheint, weil sich dort das Leuchtsecret sammelt.

Die biologische Bedeutung der Lichtproduktion für Acholoe astericola.

Haswell (1882) zählt als Funktionen der Elytren bei der Species *Polynoe* folgende Punkte auf: 1) Schutz, 2) Produktion von Licht, 3) Sinneswahrnehmung, 4) Atmung, 5) Brutpflege.

An gleicher Stelle gibt dieser Autor an, daß die ganze Elytre, mit Ausnahme des Elytrophors, leuchtet, daß sich die Lichterregung von Segment zu Segment fortpflanzt. Wenn der Reiz genügend stark ist, laufen die Lichtflammen längs der ganzen Reihe der Elytren hin, von denen einige durch die starken Muskelkontraktionen abgerissen werden können; während sich das Tier rasch fortbewegt, läßt es die abgerissenen Elytren, die noch im phosphoreszierenden Lichte glimmen, hinter sich. Die rasche Beweglichkeit und das Vermögen, die Elytren leicht abwerfen zu können, seien allen Species eigen, bei denen das Leuchtphänomen zu finden ist.

Das Leuchten hat nach Haswell Schutzzweck für das Tier, indem die abgeworfenen leuchtenden Elytren die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf sich lenken.

Auch ich glaube, daß wir in *Acholoe astericola* ein typisches Beispiel für »Schrecklicht« haben. Erschrak ich doch selbst, als ich das erstemal im Dunkeln ein Tier auseinander schnitt und es mich dabei wie mit »zornfunkelnden Augen« anblitzte.

Dieser Eindruck wird durch die dunkel bleibende centrale Partie inmitten der hellleuchtenden rundlichen Elytre hervorgerufen. Die Schreckwirkung wird noch erhöht, wenn die leuchtenden Elytren durch die dunklen Pigmentstreifen ihres Hinterendes voneinander getrennt werden.

HASWELLS Beobachtungen gehen auf freilebende Polynoiden zurück, deren Lebensweise und feinere Organisation ich nicht kenne. Ganz klar darüber, wie sich HASWELL die genaue Funktion der leuchtenden Elytren als Schreckapparat vorstellt, bin ich mir nicht geworden.

Denkt HASWELL sich die Sache so, daß der Angreifer die *Polynoe* tatsächlich schon ergriffen hat, also ein Berührungsreiz vorliegt, oder aber stellt er sich vor, daß *Polynoe* willkürlich, also schon beim bloßen Herannahen des Feindes, leuchtende Elytren abschleudert, die den Verfolger zurückschrecken oder auf falsche Fährte locken sollen? In letzterem Falle freilich dürfte man dann streng genommen nicht von »Schrecklicht« sprechen.

Wie ich mir bei *Acholoe* die Schreckwirkung des Lichtes vorstelle, will ich kurz zu schildern versuchen.

Dabei stütze ich mich auf die Beobachtung, daß ich ein spontanes, willkürliches Aufleuchten des Tieres, ohne jeden äußeren Reiz, nie bemerken konnte, vielmehr ein Aufleuchten der Elytren erst bei Berührung irgendwelcher Art erfolgte, und ferner auf den auffallenden Umstand, daß beim Durchtrennen des Tieres nur die Elytren des caudalen Abschnittes aufblitzten. Auch fiel mir auf, daß so viele Tiere (etwa ein Drittel des untersuchten Materiales) frisch regenerierte Schwanzteile hatten. Ja es kam sogar vor, daß dem ursprünglichen Tiere nur mehr ein kurzer Kopfabschnitt zuzurechnen war, an den sich ein Körper gliederte, der wiederum aus einzelnen regenerierten Stücken bestand, was man an den verschiedenen Färbungen, mit denen sich die einzelnen Stücke scharf voneinander absetzten, sehen konnte.

Nun ist die Regenerationsfähigkeit ja allen Anneliden in hohem Maße eigen, der Verlust eines Körperabschnittes wird leicht ersetzt.

Acholoe astericola führt in den Ambulacralrinnen von Seesternen ein geschütztes Dasein und wird von Feinden ernstlich wohl nur bedroht, wenn sie den Seestern verläßt, auf ihm herumkriecht oder einen Teil ihres Körpers aus ihrem Zufluchtsort hervorschauen läßt.

Packt nun ein Feind, z. B. eine Krabbe, mit ihren Scheren den

Wurm an, so wird er das gebrechliche Tier fast immer entzweischneiden. Dabei geschieht genau dasselbe, was vor sich geht, wenn wir *Acholoe* im Laboratorium zerteilen: Das abgetrennte Schwanzstück vollführt mit allen seinen Elytren ein Schreckfeuerwerk, wobei vielleicht auch einige leuchtende Elytren abgestoßen werden; der Angreifer stutzt, währenddem hat das intakt gebliebene Vorderende Zeit, sich im schützenden Arm des Seesternes zu verbergen.

Wurde das Tier vom Verfolger nicht durchtrennt, sondern nur ergriffen, so leuchten nur die durch die Berührung gereizten Elytren auf, und die Schreckwirkung wird eine dementsprechend geringere sein.

Zusammenfassung der Arbeitsergebnisse.

1) Die Elytren, der alleinige Sitz des Leuchtens bei *Acholoe astericola* (— was für *Acholoe* gesagt wird, gilt wahrscheinlich auch für die ihr nahe verwandten Polynoiden, welche leuchten —) strahlen beim normalen Tier auf ihrer ganzen Fläche, mit Ausnahme jener Partie, die der Ansatzstelle des Elytrophors entspricht, Licht aus.

Bei Tieren, die in ihrer Leuchtkraft geschwächt sind, glimmt nur jene halbmondförmige Partie des hinteren freien Elytrenrandes auf, die am dichtesten mit Leuchtorganen besetzt ist und die bei manchen Tieren dem braunen Pigmentstreif parallel läuft.

2) Die eigentlichen Leuchtorgane von *Acholoe astericola* bestehen aus sternförmig angeordneten Drüsenzellen, die sich aus Epithelzellen gebildet haben, und deren Secret mit Hilfe durchbohrter, cuticularer, aus der Elytrenoberfläche vorspringenden Papillen nach außen entleert wird.

3) Das Secret leuchtet erst nach Vermischung mit dem umgebenden Meerwasser, das Leuchten ist also ein extracellulärer Vorgang.

4) *Acholoe astericola* leuchtet nur auf Reiz hin, nie spontan auf.

5) Bei der raschen Entleerung der Leuchtdrüsen, wie sie am normalen Tier die Regel ist, wirken Kontraktionen der Elytrophor- und Elytrenmuskulatur und vielleicht auch von contractilen Fasern des subepithelialen Fasergewebes mit.

6) Experimentell läßt sich nachweisen, daß durch Reiz die secretorische Tätigkeit des Leuchtdrüsenkomplexes angeregt wird und ein Ausfließen des Secretes auch ohne Mithilfe von Muskelkontraktionen erfolgen kann.

7) *Acholoe astericola* ist ein typisches Beispiel unter den leuchtenden Tieren, daß mit Hilfe des Lichtes Schreckwirkungen erzielt werden können.

Nebenergebnis:

8) Der Dorsalcirrus ist ein der Elytre völlig homologes Gebilde. Er stimmt in allen Gewebselementen mit der Elytre überein und trägt auch durchbohrte Papillen, die denen der Elytre sehr ähnlich sehen.

Innsbruck, im Juni 1908.

Nachtrag.

Während vorliegende Arbeit gedruckt wurde, nahm ich Einsicht in drei neu erschienene Arbeiten, die sich ebenfalls mit dem Leuchtproblem befassen. Es sind dies:

MANGOLD, »Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei Ophiopsila.« Arch. für die ges. Physiologie (PFLÜGER). Bd. CXVIII. 1907.

REICHENSPERGER, »Die Drüsengebilde der Ophiuren.« Diese Zeitschr. Bd. XCI. 1908.

TROJAN, »Das Leuchten der Schlangensterne.« Biolog. Centralbl. Bd. XXVIII. Nr. 10. 1908.

Die Arbeiten behandeln alle das Leuchtvermögen gewisser Ophiuriden. Ihre Verfasser treten den Ansichten des Frl. STERZINGER entgegen, die in ihrer Arbeit: »Über das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata*« (diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII, Heft 3) für einen »extracellulären« Leuchtvorgang bei diesem Tiere eintritt, der in der Secretion von Leuchtschleim seine Ursache haben soll.

Oben genannte Verfasser hingegen weisen ein »intracelluläres« bzw. »intraglanduläres« Leuchten mehr oder weniger bestimmt nach. Als Beweise für den »intracellulären« Leuchtprozeß werden angeführt:

1) Ein Abwischen, also räumliche Trennung, des leuchtenden »Secrets« vom Tiere ist nicht möglich.

Auch beim Zerdrücken der Ophiuridenarme erfolgt keinerlei Lichterscheinung.

2) Das Leuchten ist eng an das Leben des Tieres oder seiner Teile gebunden.

3) Die Konturen der leuchtenden Teile bleiben konstant.

4) Die Histologie leuchtender und nicht leuchtender Stellen ist die gleiche.

Dagegen, also für einen »extracellulären« Leuchtprozeß, gibt MANGOLD die Erschöpfung und Erholung beim Leuchten an, die »auf

Verbrauch und Neubildung einer specifischen Leuchtsubstanz hindeuten«. Auch macht letzterer Verfasser die Äußerung:

»Es könnte aber doch das Secret im Augenblicke der Ausscheidung in die umgebende Flüssigkeit aufleuchten.«

Ich muß zugeben, daß auch für *Acholoe astericola* die Punkte 1, 2, und 3 wenigstens teilweise, wie die angestellten Versuche zeigen, Geltung haben.

Doch liegt bei Punkt 4 die Sache bei *Acholoe* wesentlich anders als bei den untersuchten Ophiuriden.

Bei *Acholoe astericola* nämlich haben wir vom übrigen Gewebe scharf unterschiedene histologische Elemente, die sich nur an jenen Stellen der Elytre finden, an denen auch das Leuchten auftritt.

Die Beschaffenheit dieser »Leuchtorgane« aber weist auf einen extracellulären Leuchtvorgang hin, wie ich es in meiner Arbeit darzulegen versucht habe.

Innsbruck, am 8. Oktober 1908.

Benutzte Literatur.

1. Ivar Arwidson, Über das Epiderm einer Maldanide. Upsala 1907.
2. Joh. Bongardt, Beiträge zur Kenntnis einheimischer Lampyriden. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.
3. Ed. Claparède, Les annélides chétopodes du golfe de Naples. Mém. soc. physic. hist. nat. Genève 1868.

— 1870. do. Supplement.

4. Rud. Dittrich, Über das Leuchten der Tiere. Wissenschaftl. Beilg. zum Programm d. Realgym. am Zwinger zu Breslau. 1888.
5. Hans Duncker, Über die Homologie von Cirrus und Elytron bei den Aphroditiden. Diese Zeitschr. LXXXI. Bd. 1906.
6. H. Eisig, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. G. v. Neapel. S. 303. 1887.
7. Otto v. Fürth, Vergleichende chem. Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.
8. W. Giesbrecht, Mitteilungen über Copepoden. 8. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden u. d. tier. Leuchten im allgemeinen. Mitteilg. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. XI. 1895.
9. R. Greeff, Über die rosettenförmigen Leuchtorgane der Tomopteriden u. zwei neue Arten von Tomopteris. Zoolog. Anzeiger. 5. Jahrg. 1882.
10. W. A. Haswell, On the structure and functions of the elytra of the Aphroditean Annelids. Ann. Mag. Nat. Hist. (5) Vol. X. (Auszug in: Journ. R. Microsc. Soc. [2] p. 779—780. 1882.)

11. Et. Jourdan, Structure des élytres de quelques Polynoës. Zoolog. Anz. Jahrg. VIII. 1885. S. 128—134. Fig. 2 u. 3.
— Structure histologique des téguments et des appendices sensitifs de l'Hermione hystrix et du Polynoe Grubiana. Aus: Arch. Zoolg. Expér. (2) Tome V. 1887.
12. A. B. Lee und P. Mayer, Grundzüge der mikroskop. Technik. Berlin 1907. 3. Auflage.
13. P. Mayer, Über Schleimfärbung. Mitteilg. aus der zoolog. Stat. zu Neapel Bd. XII. S. 303. 1897.
14. Paolo Panceri, La luce e gli organi luminosi di alcuni annelidi. Nr. 1. Aus: Atti della R. Accad. della science fisich. e mathemat. Vol. VII. 1878.
15. Aug. Pütter, Leuchtende Organismen. Sammelref. in Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. V. 1905.
16. A. de Quatrefages, Sur un mode nouveau de phosphorescence observé chez quelques Annélides et Ophioures. Ann. d. Sciences nat. (2) Tome XIX. 1843.
— Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins. Ibid. (3) Tome XIV. 1850.
17. B. Radziszewski, Über die Phosphorescenz der organisch. u. organisiert. Körper. Liebigs Annalen der Chemie. Bd. CCIII. S. 305. 1880.
18. K. C. Schneider, Lehrbuch d. vergleichenden Histologie d. Tiere. Jena 1902.
19. Irene Sterzinger, Über das Leuchtvermögen von Amphiura squamata Sars. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII Heft 3. 1907.
20. Max Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

c, Cuticula;
dc, Dorsalcirrus;
dep, dorsales Epithel;
dk, Leuchtdrüsenkerne;
ek, Epithelkerne;
elt, Insertionsstelle des Elytrophors;
g, Ganglion;
m, *m'*, Muskeln;
n, *n'*, Nerven;
nk, Nervenhüllkerne;
p, Leuchtpapillen;
pb, Parapodialborsten;
pi, Pigment;
sf, subepitheliales Fasergewebe;
vc, Ventralcirrus;
vep, ventrales Epithel;
z, Zähnchen;
zk, Kerne der zähnchenbildenden Zellen (Odontoblasten).

Tafel VI.

(Sämtliche Bilder, mit Ausnahme von Fig. 1, sind mit der Camera entworfen.)

Fig. 1. Segment von *Acholoe astericola* mit den Elytren. Lage der Zähnchen und Leuchtorgane und Verteilung der Hauptnervenzüge in der Elytre. Kombiniertes Bild. Vergr. 70. (Zähnchen und Leuchtpapillen sind etwas übertrieben groß gezeichnet.)

Fig. 2. Ausschnitt aus einer Elytre. Nach Mucikarmin- und Hämatoxylin Delaf.-Präparaten kombiniertes Bild. Vergr. 330. Das obere Epithel ist teilweise wegpräpariert gedacht, um Fasergewebe und Nerven zur besseren Anschauung zu bringen.

Querschnitte durch die Elytre von *Acholoe astericola.*

Fig. 3*a*. Querschnitt durch die Elytre an der Insertionsstelle des Elytrophors. Nach einem Heidenhain-Präparat.

Fig. 3*b*. Leuchtorgane. Diese Figur ist an der linken Seite der Fig. 3*a* angeschlossen zu denken. Bei beiden Figuren Vergr. 330.

Fig. 4. Leuchtpapillen und Kernverhältnisse. Homog. Immers. Vergr. 750.

Fig. 5. Muskeln. Pigment. Homog. Immers. Vergr. 750.

Fig. 3*a* bis Fig. 5 sind nach Heidenhain-Eisenhämatoxilinpräparaten mit Eosinnachfärbung gezeichnet.

Fig. 6. Zähnchen. Muskeln. Homog. Immers. Vergr. 750. Nach einem Mucikarminpräparat.

Gigantocypris Agassizii (Müller).

Von

Leo Lüders

(Hamburg).

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.

Mit Tafel VII, VIII und 7 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung 103
Der äußere Anblick der *Gigantocypris* 105
Die Gliedmaßen 107
Darmtractus und Blutkreislauf 110
Das Medianauge 119
Die paarigen Seitenaugen 128
Das Nervensystem 131
Das Muskelsystem 137
Die Genitalorgane 139
Schluß 142
Literaturverzeichnis 145
Erklärung der Abbildungen 146

In einem seiner Briefe von der CHALLENGER-Expedition an CARL VON SIEBOLD berichtet RICHARD VON WILLEMOES-SUHM von folgendem interessanten Fang: »Die Stationen zwischen den Prinz Edwards- und Crozetinseln brachten uns auch einen Ostracoden, der, verglichen mit den jetzt lebenden bisher bekannten Formen, ein wahrer Riese ist. Seine weiche, skulptierte Schale hat nämlich eine Länge von 25 mm und eine Höhe von 16 mm. Der Deckel allein ist 3 mm lang. Unter den lebenden Formen des Flachwassers ist dem wohl, wie gesagt, nichts gleichzustellen. Wahrscheinlich gehört dieser Ostracode, von dessen Körper nur der Kopf erhalten ist, zu keiner der bis jetzt bekannten Familien, worüber spätere Forschungen Gewißheit schaffen werden.«

Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir mit MÜLLER (MÜLLER 1895) diesen Ostracoden als den ersten Vertreter der Gattung *Gigantocypris* ansprechen, den das Netz aus der geheimnisvollen Tiefe seiner Heimat — es wurde in 13—1600 m Tiefe gefischt — ans Tageslicht brachte. Leider erfahren wir nichts Weiteres über diesen sonderbaren Ostracoden, und der Wunsch von Willemoes-Suhm, daß spätere Funde über ihn Gewißheit bringen möchten, blieb über 15 Jahre unbefriedigt. Erst im Jahre 1891 glückte es dem »Albatross«, mehrere Vertreter dieser höchst interessanten Muschelkrebse zu fangen, und zwar im offenen Netz an der Westküste von Centralamerika in Tiefen von 1700—100 Faden.

Sie fanden in den Berichten der Albatross-Expedition einen Bearbeiter in G. W. Müller (Müller 1895). Durch seine Untersuchungen zeigte es sich dann, wie erheblich diese neuen Ostracoden von den bisher bekannten Vertretern ihrer artenreichen Familie abwichen, und wie eigenartig sie sich dem Aufenthalt in den großen Tiefen angepaßt hatten. Das Interesse an der Gattung *Gigantocypris* wurde durch diese Bearbeitung noch reger gemacht. Ein einziges Exemplar wurde alsdann vom Fürsten von Monaco in 1732 m Tiefe bei den Azoren gefangen (Richard 1900).

Groß war deshalb die Freude bei den Teilnehmern der »Valdivia«, als ihre Netze wieder einige dieser durch ihre absonderliche Form und Farbe ausgezeichneten Tiefenbewohner heraufbrachten.

Als mein hochverehrter Lehrer, Prof. Chun, mich mit der Untersuchung dieser Kruster betraute, war mein Dank und mein Interesse gleich groß. In zwei Semestern versuchte ich mir eine gründliche Kenntnis sowohl der einheimischen Süßwasser-Ostracoden, als ihrer das Meer bewohnenden Verwandten zu verschaffen, wozu mir das reichhaltige Ostracodenmaterial der »Valdivia« vollauf Gelegenheit gab. Alsdann begab ich mich an die Untersuchung des *Gigantocypris* selber, stets unterstützt von dem Rat meines verehrten Lehrers, Herrn Geheimrat Chun. Ihm, sowie den Herren Prof. zur Strassen, Prof. Woltereck und Herrn Dr. Steche, die mich ebenfalls durch so manchen wertvollen Rat bei meiner Arbeit förderten, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen, ist mir eine angenehme Pflicht.

Zur Untersuchung lagen vier Tiere vor, je ein geschlechtsreifes Männchen und Weibchen und je ein jugendliches Männchen und Weibchen. Einige Daten über die Fangstellen, die bewohnte Tiefe und ferner einige Betrachtungen über die vermutliche Lebensweise der Tiere möchten wir uns bis zum Schluß aufsparen, nachdem wir hierzu durch die Kenntnis der Organisation die nötigen Grundlagen erworben haben.

Müller hatte bei der Bearbeitung des Ostracodenmaterials der

Albatross-Expedition zwei Arten dieser neuen Ostracodengattung, die er wegen ihrer Größe *Gigantocypris* benannte, aufgestellt. Sie gehört zu der Familie der Cypridiniden, unter denen sie wieder der Gattung *Cypridina* am nächsten steht, die wir deshalb im Verlauf unsrer Untersuchung oft zum Vergleich heranziehen werden. Müller unterschied eine *G. Agassizii* und eine *G. pellucida*; von der letzteren Form war allerdings nur ein noch nicht geschlechtsreifes Männchen vorhanden. Die unterscheidenden Merkmale werden wir später kennen lernen. Die von der Valdivia gefangenen Exemplare gehörten sämtlich der Art *Gigantocypris Agassizii* an, mit deren Anatomie wir uns in den folgenden Untersuchungen vertraut machen wollen.

Der äußere Anblick der Gigantocypris.

Was zunächst auffällt, ist die für einen Ostracoden ungewöhnliche Größe. Während die das Süß- und Meerwasser in Menge bewohnenden Verwandten höchst selten die Größe einer Linse haben, meist aber bedeutend kleiner bleiben, erreicht die *Gigantocypris* die Größe einer recht stattlichen Kirsche. Müller beschreibt Tiere von 23 mm Länge, 19,5 mm Höhe und 18 mm Breite; auch die Valdivia erbeutete einen solchen großen Vertreter, doch waren die meisten Exemplare noch nicht ausgewachsen und wiesen eine durchschnittliche Länge von etwa 10—15 mm auf. Den Vergleich mit einer Kirsche kann man auch auf die Farbe des lebenden Tieres ausdehnen, wenn man eine hellrote, lachsfarbige als Muster nimmt. Diese charakteristische Tiefseefärbung scheint allerdings sehr vergänglich zu sein, denn die konservierten Tiere zeigen alle ein gleichförmiges Gelb mit einem leichten Stich ins Grünliche. Sind wir sonst gewohnt, einen Muschelkrebs von einer zweiklappigen Schale umgeben zu finden, so werden wir bei der *Gigantocypris* auf den ersten Blick nicht dieselben Verhältnisse erkennen. Man erblickt statt dessen eine Blase, die von den ungewöhnlich dünnen Schalen gebildet wird. Sie weist einen schmalen Schlitz auf, der aber nur etwas über $^1/_2$ des Gesamtumfanges beträgt, während diese Öffnung bei andern Ostracoden ganz beträchtlich größer zu sein pflegt. Diese Abweichung wird uns später klar werden, wenn wir das Tier aus der Schale herauspräpariert haben. Wir werden dann sehen, daß nicht diese ganze Blase von dem Körper des Tieres ausgefüllt wird, sondern daß der ganze obere Teil von Leibesflüssigkeit erfüllt ist, während die eigentliche feste Leibessubstanz verhältnismäßig klein ist. Der Schlitz erweitert sich vorn zu der üblichen Rostralincisur, durch welche das Tier seine Antennen herausstreckt, und hinten wird eine ellipsenförmige Öffnung gebildet, die, wie schon Müller bemerkt, der verwandten Gattung *Cypridina* fehlt. Kurz hinter diesen beiden Öffnungen schließen sich die Schalen fest aneinander, und es ist nur sehr schwer möglich, die Verwachsungslinie zu erkennen. Erst an der abgetrennten und gefärbten Schale läßt sich diese Linie deutlicher an der größeren Anzahl von Kernen erkennen, welche hier aufzutreten pflegen, und den die Schale abscheidenden Hypodermiszellen angehören. Wie bemerkt, ist die Schale äußerst dünn; fast alle Tiere werden deshalb im Netze mehr oder weniger verletzt. Eine Kalkschicht fehlt in der Schale völlig, die Hypodermiszellen scheiden nur eine lamellöse Chitinschicht ab, die jeder Skulptur entbehrt. Nur an den Grenzen der Zellen scheint eine Verstärkung der Chitinschicht stattzufinden, was daraus hervorgeht, daß man an Schalen, von denen man die Matrixzellenschicht heruntergepinselt hat, bei stärkerer Vergrößerung ein polyedrisches Muster erkennt.

Am Rande der Schalenöffnung (Taf. VII, Fig. 1) geht die äußere Schalenlamelle in die innere über. Diese ist äußerst zart und dünn, eine natürliche Folge der großen Menge von Blutflüssigkeit, da diese zarte innere Lamelle den Gasaustausch mit dem Wasser vermitteln muß. Ganz am Rande des Schlitzes, an der Innenseite der Schale, bemerken wir noch einen sogenannten Saum (Taf. VII, Fig. 1), der besonders an der Rostralöffnung sichtbar ist. Er dient wahrscheinlich zum festen Verschluß der Schale. Haare und Drüsen sind sehr schwach vertreten. Haare fehlen auf der Schale völlig, nur um die Rostralöffnung stehen einige starke Borsten und ziehen sich vereinzelt am Rande hin. Kleine einzellige Drüsen sind über die ganze Schale zerstreut und treten etwas stärker am Rande und besonders an der ovalen Öffnung auf.

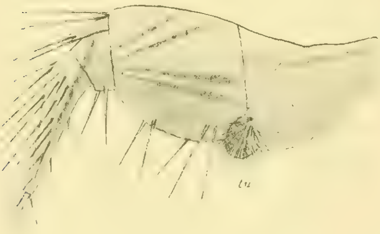
Wir lösen jetzt die Schale ab. Zu diesem Zweck trennt man vorsichtig, bei der Rostralöffnung anfangend, und mit einer feinen Schere der Verwachsungslinie bis zur ovalen Öffnung folgend, die beiden Schalenhälften. Man durchschneidet dann sorgfältig die an die Schale herantretenden Muskeln, denn nur so bleibt das Tier unversehrt; würde man die Schale abreißen, so zerstört man fast stets das Herz und andre damit zusammenhängende zarte Organe. Bevor wir uns zu dem Körper des Ostracoden selber wenden, werfen wir noch einen letzten Blick auf die Schale. Man kann jetzt ihre innere und äußere Lamelle deutlich unterscheiden. Man beobachtet, wie sie sich ziemlich weit voneinander entfernen, um Platz für die große Blutmenge zu schaffen, und daß sie durch zahlreiche feine Bindegewebsfasern miteinander verbunden sind (Taf. VII, Fig. 1). In einiger

Entfernung vom Rande macht sich eine etwas verstärkte Rippe in der inneren Schalenlamelle bemerkbar, die Müller als Innenrand bezeichnet. Es ist dies die Stelle, wo sich die zarte Innenlamelle verdickt, um in den Rand überzugehen. Zu einer deutlichen Verwachsung beider Lamellen kommt es nicht.

Ohne vorläufig auf Einzelheiten einzugehen, verschaffen wir uns jetzt einen Überblick über die Lagerung der einzelnen Organe. Man sieht, daß oben am Rücken die innere Schalenlamelle in die Haut des Tieres übergeht, und diese Verbindung sich nach unten bis in die Gegend der zweiten Maxille erstreckt, wo die großen Schließmuskeln hervortreten, um sich an der äußeren Schale anzuheften. Der Schalenraum stellt also eine direkte Fortsetzung der Leibeshöhle dar. Vorn an der Stirn fällt vor allem ein eigenartig gestaltetes, mit Reflectoren ausgerüstetes Organ auf; sein unterer nasenförmiger Teil wird verdeckt durch den Schaft der ersten Antenne. Unter dieser folgt die zweite Antenne, und über dem schinkenförmigen Basalgliede sehen wir eine kleine Blase hervorragen, die wir als das umgestaltete paarige Seitenauge kennen lernen werden. Reich mit Borsten besetzt, schauen die Taster der Mandibel zu beiden Seiten der Oberlippe hervor, von der wir nur den kleinen vorderen Abschnitt erkennen können. Es folgt die erste Maxille, der sich die zweite Maxille mit der großen Atemplatte anschließt. Unter ihr sehen wir ein Stück von der kleinen zweiten thoracalen Gliedmaße, während über ihr sich jederseits die dünnen, vielfach geringelten Putzfüße an der Leibeswand emporschlängeln, die so lang sind, daß jeder bis auf die entgegengesetzte Seite der Leibeswand reicht. Den Abschluß des Abdomens macht die zierliche Furca mit ihrer reich mit Muskeln versehenen Furcaplatte. Durch die Leibeswand schimmern die Gonaden und der mit einem zottigen Pelz von eigenartig gestalteten Bindegewebszellen umgebene zarte Mitteldarm. Aus diesem Bindegewebe steigen zwei durchsichtige zarte Röhren zum Herzen empor, das oben unter der Schale liegt und durch feine Muskeln an derselben befestigt ist.

Die Gliedmaßen.

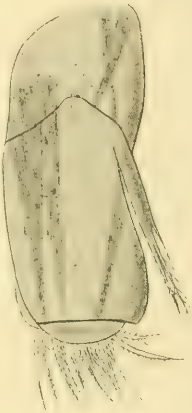
Über die Gliedmaßen darf ich mich kurz fassen, da schon Müller ihre systematischen Abweichungen gewürdigt und ihren Bau beschrieben hat. Im ganzen schließen sie sich eng an die Gliedmaßen der Cypridiniden an und zeigen meist keine Abweichung von denen der Gattung *Cypridina*. Die erste Antenne (Taf. VII, Fig. 14) ist siebengliedrig und trägt wie bei allen Cypridiniden am fünften Gliede die gefiederte Sinnesborste. Doch ist die Fiederung nur mäßig, und es fällt auf, daß sich die Fiedern nicht von denen unterscheiden, die sich an den drei langen Borsten des Endgliedes befinden, diese vielmehr denselben typischen Bau der Sinnesborste zeigen, wie er von Claus angegeben ist. Daß übrigens die Tätigkeit der ersten Antenne als Tast- und Spürorgan eine sehr intensive sein muß, ist aus dem mächtig entwickelten Ganglion zu schließen, das im Basalgliede der Antenne gelegen ist und einen starken Nerven in die Antenne sendet, der vielfach verzweigt an die einzelnen Borsten herantritt und besonders auch noch zwei kürzere Sinnesborsten innerviert, die hier wie bei allen Cypridiniden auftreten. Auch die zweite Antenne (Taf. VII, Fig. 2) erinnert, wie schon Müller hervorhebt, an die Gattung *Cypridina*, doch fehlt der Dorn, der bei dieser Gattung an der Basis der Borsten entspringt. Diese Borsten sind bei *Gigantocypris* sehr lang und dicht mit feinen Härchen besetzt, wodurch die zweite Antenne zu einem sehr geeigneten Schwimmfuße wird. Daß die *Gigantocypris* eine sehr ausdauernde Schwimmerin ist, beweisen die starken und zahlreichen Muskeln in dem schinkenförmigen Basalgliede. Der kleine Innenast ist beim Weibchen dreigliedrig und läuft in eine lange Borste aus; beim Männchen dient er als Greiforgan und trägt am dritten einschlagbaren hakenförmigen Glied eine lange Geißel. Die Mandibel, erste und zweite Maxille gleichen im Bau ebenfalls denen von *Cypridina.* Die Mandibel (Textfig. 1) ist an der Vorderseite mit zahlreichen Borsten versehen, an die man Nerven herantreten sieht. Man vermag drei Arten von Borsten zu unterscheiden, die bisher noch nicht beschrieben sind. In kleinster Anzahl sind zierliche Borsten vorhanden, die an der Spitze jederseits mit feinen Härchen versehen sind, diese bilden eine Rinne, und wir können uns vorstellen, daß sie dazu dienen, um von den langen Borsten der ersten Antenne anhaftende Schmutzteilchen abzustreifen. Ferner bemerken wir kurze, gedrungene Borsten, die in eine harte chitinöse Spitze auslaufen, und endlich dünne, lange, mit sehr zahlreichen feinen Härchen. Das letzte Tasterglied der Mandibel trägt mehrere kurze Borsten und, was Müller nicht erwähnt, eine scharfe, hakenförmige Klaue, an die ein starker Muskel herantritt.



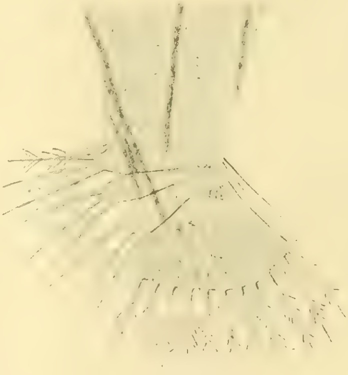
Textfig. 1.

Mandibel. *tu*, Kauplatte. 22 : 1.

Wie bei den andern Cypridiniden dient auch hier die Mandibel nicht nur als Kau-, sondern besonders als Fangorgan, wobei ihr der eben beschriebene Apparat vorzügliche Dienste leisten wird. Der kleine Kaufortsatz, der fast senkrecht vom Basalgliede absteht und jederseits in den Vorraum des Oesophagus hineinragt, ist mit feinen Haaren, die kleine Gruppen bilden, bedeckt. Die eigentlichen Freßwerkzeuge, die erste (Textfig. 2) und besonders die zweite Maxille (Taf. VII, Fig. 15), sind mit zahlreichen Borsten versehen, die wieder reich mit Haaren, Häkchen und Zähnen ausgestattet sind, so daß eine einmal gefaßte Beute ihnen schwerlich wieder entschlüpfen wird. Insbesondere trägt die zweite Maxille an einem Gliede Gebilde, die unter dem Mikroskop an die Kiefer eines Raubtieres erinnern. Sie ist ferner mit der bekannten wohlausgebildeten Atemplatte versehen. Die dann folgende Gliedmaße, von Müller als zweite thoracale bezeichnet, ist kleiner als bei *Cypridina* und ist außer mit größeren Borsten, ebenfalls mit den eigenartigen Haargruppen bedeckt, die wir schon am Kaufortsatze der Mandibel wahrnahmen (Textfig. 3). Das zweite thoracale Gliedmaßenpaar läßt zwischen sich nur einen schmalen Spalt frei, in den sich die Furca einschieben kann, um anhaftenden Schmutz abzustreifen. Durch diese Funktion wird uns die geringere Größe dieses Beinpaares bei *Gigantocypris* erklärlich, denn da diese rein pelagisch lebt, so wird ihre Furca längst nicht in dem Maße der Beschmutzung ausgesetzt sein, wie dies bei ihren häufig den Meeresboden der Küste aufsuchenden Verwandten der Fall ist, und deshalb ist eine besonders stark entwickelte »Bürste« überflüssig. Über der Atemplatte setzt sich der äußerst lange Putzfuß an (Taf. VII, Fig. 1), der am Rücken hinauf bis auf die entgegengesetzte Seite reicht, so daß sich also die beiden Putzfüße kreuzen. Hervorheben möchten wir, daß bei jungen Tieren



Textfig. 2.
Erste Maxille. 25 : 1.



Textfig. 3.
Zweite thoracale Gliedmaße. 25 : 1.

die Putzfüße im Verhältnis zu den andern Gliedmaßen im Wachstum stark zurück sind; während diese schon ihre späteren Größenverhältnisse erreicht haben, sind die Putzfüße, die die andern Beine später an Länge übertreffen, noch recht kurz und reichen nur etwas über die Mitte der Leibeswand. Der Putzfuß ist reich und eng geringelt und dadurch sehr beweglich. MÜLLER sagt (MÜLLER 1894), daß er durch zwei, ihn in seiner ganzen Länge durchziehende Muskeln, bewegt wird. Ich vermochte indessen sechs, der Innenwand des Fußes fest anliegende, und die Gliedmaße in ganzer Länge durchziehende Muskeln nachzuweisen. Ferner fallen die unter der äußeren Cuticula liegenden Hypodermiszellen auf, die sich bei mit Hämalaun gefärbten Exemplaren äußerst deutlich abheben, auf die einzelnen Ringe verteilt sind und mit großer Regelmäßigkeit übereinander liegen, so daß sie oft wie eine Schnur von Kernen am Putzfuße hinaufziehen. Am Ende dieser Gliedmaße sind zahlreiche eigenartig behaarte Borsten zu finden, die sämtlich, wie man sich leicht an gefärbten Präparaten überzeugen kann, von zarten Nervenfäden innerviert werden, die ihrerseits von einem stärkeren Nerven ausgehen, der sich mit zahlreichen Ganglienzellen durch den Fuß zieht. Ein feiner Tastsinn muß auch vorhanden sein, da ja diese Putzfüße den Zweck haben, die zarte innere Schalenlamelle und auch die im Brutraume getragenen Eier von Schmutz frei zu halten. Über die Spitze ziehen in einer Reihe zahlreiche Zähnchen, denen ein einziger gegenüber steht. Durch die Anzahl dieser Zähne unterscheidet sich übrigens neben einigen noch zu erwähnenden Abweichungen die *G. Agassizii* von der *G. pellucida*. Während diese nur sieben Zähne aufweisen soll, hat *G. Agassizii* etwa 60. Die Furca (Taf. VII, Fig. 1) ist mit elf bis zwölf an Größe regelmäßig abnehmenden Dornen versehen. Die zahlreichen Muskeln des Furcalfeldes werden wir später noch kennen lernen. Man erkennt aus dieser Betrachtung, daß sich die *Gigantocypris* in bezug auf die Gliedmaßen eng an *Cypridina* anschließt.

Darmtractus und Blutkreislauf.

Der Oesophagus beginnt mit einem Atrium. Dies wird oben von der Oberlippe und unten von der Unterlippe begrenzt (Taf. VII, Fig. 3). Beide sind mit kleinen Borsten besetzt. Die Oberlippe ist ungewöhnlich stark entwickelt; sie besteht aus einem unpaaren Mittelstück, das sich nach oben dachförmig verjüngt, und trägt jederseits nach unten einen kolbigen kleineren Anhang. Diese Teile sind umhüllt von dem hier ziemlich stark verdickten Ectoderm, doch liegt dieses nicht glatt an, sondern bildet eine kugelige Wölbung (Taf. VII, Fig. 3 u.4) wodurch ein geräumiger Blutraum entsteht, in dem man auf Schnitten auch zahlreiche Blutkörperchen nachweisen kann. Müller gibt schon an, daß sich, wie bei den meisten Cypridiniden, in der Oberlippe Drüsen befinden, und daß diese am vorderen Rande des mittleren kammförmigen Teiles sowie an den Seiten der beiden Anhänge ausmünden, doch gibt er über den Aufbau der Drüsen nichts Weiteres an. Die histologische Untersuchung wurde dadurch beeinträchtigt, daß gerade diese Drüsen sich bei sämtlichen Tieren als besonders stark maceriert erwiesen. Es ist dies wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß, wie schon bemerkt, die Teile ringsum fest durch Chitin abgeschlossen sind, so daß die konservierende Flüssigkeit nur langsam zu ihnen vordringen kann. Man vermag jedoch auf Schnitten (Taf. VII, Fig. 4 u. 5) zu erkennen, daß nicht das ganze Organ von den Drüsen zusammengesetzt wird, sondern daß diese nur die Wände auskleiden und in dem vorderen Teil des Mittelstücks völlig fehlen. Ihr Secret entleeren sie in das innere Lumen, das, wie es auf einigen Schnitten den Anschein hat, von stützenden Bindegewebsfasern durchzogen wird. Aus diesem Reservoir wird dann das Secret durch Muskeln, die das Organ durchsetzen, und an dasselbe herantreten, durch feine Öffnungen herausgepreßt, die auf der vorderen schmalen Seite sitzen. Der chitinige Überzug ist an diesen Stellen besonders verdickt und bildet kleine konische Emporwölbungen, die oben eine runde Öffnung haben. Auf Längsschnitten (Taf. VII, Fig. 16) erkennen wir, daß sich in jedem kleinen Kegel noch ein zweiter befindet, der aber aus einer sehr feinen Haut besteht. Auf Längsschnitten erscheint dieser natürlich nur als eine von jeder Seite vorspringende Faser. Durch diese Vorrichtung wird es erreicht, wie wir leicht einsehen, daß zwar Secret herausgepreßt werden kann, daß aber ein Eindringen von Seewasser unmöglich ist. Die beiden kleinen seitlichen Körper zeigen einen ganz analogen Aufbau. Die Drüsenzellen sind von sehr verschiedener Gestalt und haben einen großen Kern (Taf. VII, Fig. 5 *gl*). Der Aufbau des Organs läßt trotz mancher Abweichung die Ähnlichkeit mit einer von Doflein (Doflein 1906) bei einer nicht näher bestimmten *Halocypris*-Art beschriebenen Oberlippendrüse erkennen. Auch hier wird das Secret in einem besonderen Reservoir gesammelt und dann durch Muskeln ausgepreßt. Doflein hatte nun aber bemerkt, daß dies Secret im Meerwasser in lebhaftem blauen Lichte aufleuchtet und sowohl die Ostracoden selber, wie alle Gegenstände, die mit diesem Secret in Berührung kamen, minutenlang leuchtend machte. Schon früher hatte G. W. Müller die Ansicht vertreten, daß die Oberlippendrüse das leuchtende Secret der von ihm aufgestellten Art *Pyrocypris* liefere, fand aber in Claus einen hartnäckigen Gegner dieser Anschauung. Durch die Entdeckung Dofleins dürfte diese Streitfrage zugunsten Müllers entschieden sein. Es ist wohl mit Rücksicht auf den analogen Bau berechtigt, auch für *Gigantocypris* anzunehmen, daß das reichlich abgesonderte Secret, welches man als fein gekörnte gelbliche Masse erkennen kann, unter der oxydierenden Einwirkung des Meerwassers aufleuchtet. Mit Sicherheit wird sich dies erst auf einer kommenden Tiefsee-Expedition entscheiden lassen, wenn man dort in der Lage sein wird, lebende *Gigantocypris* in der Dunkelkammer zu beobachten. Wir können ferner vermuten, daß wir es in diesem Secret bei *Gigantocypris* mit Stoffwechselprodukten zu tun haben, da die beschriebenen Organe reich von Blut umspült werden und dies noch besonders durch die schon erwähnte bauchige Auftreibung der äußeren Haut begünstigt wird.

Der Oesophagus steigt erst schräg nach oben und biegt dann plötzlich horizontal ab, so daß schon ein äußerlich deutlich hervortretendes Knie entsteht. Er ist äußerst muskulös; besonders die zahlreichen Ringmuskeln sind sehr kräftig. Sie sind mit vielen großen Kernen versehen, doch fällt der geringe Plasmabelag auf, den wir z. B. bei Conchoecien stärker ausgebildet finden, als die eigentliche contractile Schicht. Innen ist der Oesophagus mit einer chitinigen Intima ausgekleidet, die direkt in die chitinige Umhüllung der Oberlippe übergeht (Taf. VII, Fig. 4). Die Matrixzellen sind durch zahlreiche Kerne wie bei allen Cypridiniden nachweisbar, doch sind sie sehr plasmaarm. An diese Intima setzen sich zahlreiche zur Leibeswand verlaufende Muskeln an, die als Erweiterer dienen (Taf. VII, Fig. 3 u. 4). Eine kleine Strecke weit ragt die Intima noch in den nun folgenden Magendarm hinein. Dieser zeigt einen recht interessanten Aufbau. Sämtliche untersuchten Tiere wiesen, wie dies schon Müller von seinen Exemplaren erwähnt, eine äußerst starke Kontraktion des Magendarmes auf, so daß von einem Darmlumen nur selten noch etwas zu sehen war. Die inneren Epithelzellen (Textfig. 4) sind lang und dünn und besitzen große Kerne, die durch ihr aufgelockertes Chromatin auffallen. Dies mag sowohl durch die starke Kontraktion als durch die gewaltige Druckverringerung beim Fange verursacht sein. Wie bei vielen Ostracoden kann man bei diesen Epithelzellen nach dem Darmlumen zu keine Zellgrenzen wahrnehmen; man erhält vielmehr den Eindruck, daß sich die oberen plasmareichen Zellteile, fortgesetzt abgeschnürt und regeneriert, dem Darminhalt als verdauende Fermente beimischen. Man kann ferner vermuten, daß diese abgesonderten Zellsecrete dazu dienen, unter besonderen Umständen, die den Magen auskleidende zarte Cuticula zu bilden. Diese ist bei *Gigantocypris* wie bei einigen andern Cypridiniden nur schwach entwickelt. Äußerst stark und kräftig trifft man sie bekanntlich bei den Conchoecien an. Hier wurde sie zuerst von Claus näher beschrieben. Er hielt eine Anzahl von besonders großen Zellen, die sich am Eingang des Oesophagus in den Magendarm befinden (Claus 1891), für die diese Schicht bildenden Matrixzellen. Der sich hier am Eingange bildende kleine Sack sollte dann durch die aufgenommene Nahrung »bruchsackartig« in den Magen vorgestülpt werden, bis er schließlich das ganze Darmlumen ausfüllte. Müller schließt sich anscheinend dieser Ansicht von Claus an, wenigstens äußert er keine eigne Meinung über die vermutliche Bildung dieser Innenschicht. Durch das Studium verschiedener Schnittserien, die einen Einblick in die Darmverhältnisse der Conchoecien bei gefülltem wie bei leerem Darm gestatteten, kann ich mich dieser Auffassung von Claus nicht anschließen, muß vielmehr die Darmepithelzellen selber als die Bildungszellen der Innencuticula in Anspruch nehmen. Sie ist sicher nicht chitiniger Natur, sondern nur als ein verdichtetes Secret zu betrachten, das die Darmepithelzellen vor der direkten Berührung mit harten Nahrungspartikeln schützt.

cont.
c.p.
m
ep.i.

Textfig. 4.

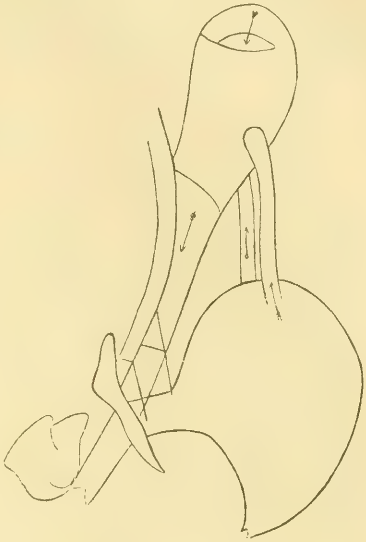
Schnitt durch einen Teil des Mitteldarmes. 230 : 1. *cont*, Bindegewebe; *c.p*, Pigmentzelle; *m*, Muskel; *ep.i*, Darmepithel.

Außen sind die Epithelzellen von einer schon von Müller erwähnten »strukturlosen, starkgefalteten Membran« umgeben, von der er vermutet, daß sie von den Epithelzellen stammt. Diese Ansicht ist sicher berechtigt, denn man sieht auf Schnitten, daß diese Membran den ganzen unteren Teil jeder einzelnen Epithelzelle umfaßt (Textfig. 4); wir können sie wohl als Stützmembran auffassen. Auf ihr liegen zahlreiche Muskelfasern. Diese sollen nach Müller bei der andern Art *G. pellucida* fehlen. Es sollen sich hier nur »dünne, anscheinend nichtcontractile Fasern« befinden. Da dieser Nachweis aber sehr schwierig ist — Müller schließt dies anscheinend auch nur daraus, daß der Magen bei diesem Exemplar nicht kontrahiert war —, so dürfte dieser Artunterschied schwerlich ins Gewicht fallen. Wir werden überhaupt am Schluß unsrer Betrachtungen die angeblichen Unterschiede zwischen der *G. Agassizii* und *G. pellucida* eingehender erörtern. Auf die erwähnten Muskeln folgt, wie bei allen Cypridiniden, eine Schicht von Pigmentzellen, die mit einem dunkelbraunen Pigment gefüllt sind, und an diese schließt sich ein erst enges, dann weitmaschig werdendes Netz von Bindegewebszellen, wie es uns ebenfalls von andern Cypridiniden bekannt ist. Dieses erhält aber bei *Gigantocypris* noch eine ganz besondere Bedeutung, die allerdings Müller völlig entgangen ist, weil sie in engem Zusammenhang mit den schon in der Einleitung erwähnten zarten Röhren steht, welche, von dem Herzen herablaufend, sich in diesem Bindegewebenetz verlieren und von Müller übersehen wurden. Wir müssen uns deshalb jetzt dem Herzen und diesen beiden Röhren zuwenden.

Das Herz liegt oben am Rücken, direkt unter der äußeren Schale (Taf. VII, Fig. 1). Müller sagt von demselben: »Das Herz ist auffallend zart und dünnhäutig, so daß es bei der Präparation des Tieres vollständig zusammenfällt. Der außerordentlichen Vermehrung der Leibeshöhlenflüssigkeit entspricht also nicht eine Verstärkung des Circulationsapparates, im Gegenteil, ich vermute, daß das Herz kaum noch funktioniert.« Diese Ansicht von Müller widerspricht schon an und für sich vollständig dem, was wir von dem Blutkreislauf der Ostracoden überhaupt wissen. Die Urostracoden, denen die Cypridiniden am nächsten stehen, waren mit einem wohl entwickelten Circulationsapparat ausgerüstet, und die allmähliche Reduktion dieses Organs ging mit einer gleichzeitigen Reduktion der Körpergröße Hand in Hand. Bei der *Gigantocypris* müssen wir allein schon aus dem Grunde, daß sie zu den Cypridiniden gehört, und zweitens wegen ihrer Größe und der großen Menge an Leibeshöhlenflüssigkeit auf ein wohl ausgebildetes Kreislaufsystem schließen. Die anatomische Untersuchung beweist uns die Richtigkeit dieser Annahme und zeigt uns, daß die Ansicht Müllers eine irrige ist. Das Herz ist allerdings sehr zart, doch ist es von einem Netz von zahllosen Muskelfasern überzogen, die zwar nur dünn sind, aber eine deutliche Querstreifung erkennen lassen. Die Oberfläche ist übersät von vielen Kernen, die teils den Muskeln angehören, teils als Bindegewebskerne angesprochen werden müssen. Auch trifft man vereinzelt Kerne mit faserigen Ausläufern an, die mit Ganglienzellen große Ähnlichkeit haben, besonders mit denen, die man in den Schalennerven antrifft. Wenn man die in der Einleitung erwähnten Vorsichtsmaßregeln anwendet, ist es auch durchaus nicht schwer, das Herz unversehrt zu erhalten. Man erkennt es dann als einen ziemlich großen, hinten bauchig aufgetriebenen dünnhäutigen Sack, der sich vorn zu dem großen ausführenden Ostium verengt. Auf den wohl entwickelten Klappen sind mehrere Kerne erkennbar. Oben auf der entgegengesetzten Seite liegen die beiden kleineren paarigen Ostien, in die das frische Blut einströmt, nachdem es sich zwischen den Schalenlamellen speziell an der inneren zarten Lamelle mit Sauerstoff gesättigt hat. Weiter nach vorn entspringt nun jederseits eine der schon erwähnten zarten Röhren. Diese sind bisher noch von keinem Ostracoden bekannt. Wie schon erwähnt, verlaufen sie nach unten und verlieren sich in den zarten, den Magen rings umhüllenden Bindegewebszellen (Taf. VII, Fig. 6). Präparieren wir diese nun sorgfältig vom Magen ab, so erkennt man, daß sich diese Röhren in mehrere engere Röhren teilen. Diese weisen wieder noch feinere Ausläufer auf, und wir haben schließlich das reizende Bild, den ganzen Darm von einem reichverzweigten Capillarnetz von Röhren umsponnen vor uns zu sehen. Machen wir ein Präparat von einem Stück dieses Röhrensystems, so sieht man, daß diese Kanälchen aus einer zarten Haut bestehen, in der zahlreiche Kerne nachweisbar sind. Diese sind verhältnismäßig groß und liegen immer, wie man deutlich wahrnehmen kann, nach außen den Röhren auf, so daß diese inwendig völlig glatt sind und einer durchfließenden Flüssigkeit wenig Reibungswiderstand bieten. Betrachtet man nun den umhüllenden Mantel von Bindegewebszellen genauer, so bemerkt man, daß dieser den Darm völlig von der Leibeshöhle abschließt, und zwar wird dies dadurch erreicht, daß die äußersten, durch die Bindegewebsfasern gebildeten hohlen Räume wabenförmig durch eine gewölbte Haut von der Leibeshöhle abgetrennt sind (Taf. VII, Fig. 6). Dieser Vergleich mit Bienenwaben liegt bei der Betrachtung dieser Verhältnisse nahe. Doch übersieht man die »Deckel« leicht, da sie sehr zart und durchsichtig sind. Mir wurden die Verhältnisse erst durch einen glücklichen Zufall völlig klar, insofern sich bei einem in Sublimat konservierten Tier die Sublimatkristalle als weißer Besatz auf diesen Häutchen festgesetzt hatten und sie scharf und deutlich hervortreten ließen. Querschnitte bestätigen die beschriebenen Verhältnisse (Taf. VII, Fig. 8). Wir erkennen die innere Darmepithelschicht, die Pigmentzellenschicht und dann das maschige Bindegewebe. In den distalwärts allmählich weiter werdenden Zwischenräumen sind zahlreiche Blutkörperchen zu erkennen, doch treffen wir diese nur bei unverletzten Tieren an. Findet beim Fang eine Verletzung des zarten Tieres statt, so wird anscheinend durch die starken Diffusionsströme die Blutflüssigkeit fast völlig durch das eindringende Wasser verdrängt. Man bemerkt ferner die kuppelförmigen Abgrenzungen gegen die Leibeshöhle und sieht, daß noch kleine Zwischenräume bleiben, durch die eine Kommunikation mit der Leibeshöhle hergestellt wird. Fragt man nach dem Zweck der ganzen Anordnung, so könnte man auf die Vermutung kommen, daß durch das capilläre Röhrensystem der Darm vom Herzen mit Blut versorgt wird. Hiergegen sprechen indessen verschiedene Gründe. Erstens wäre dies einfacher dadurch zu erreichen, daß der Darm frei von der Leibeshöhlenflüssigkeit umspült würde, zweitens wäre so noch nicht der Abschluß des Darmes gegen die Leibeshöhle durch die Bindegewebszellen erklärt. Endlich ist noch ein Umstand vorhanden, der beweist, daß diese Annahme unrichtig ist. Kurz vor ihrer Einmündung in das Herz ist nämlich jede Röhre mit einem Klappenventil ausgestattet, das, wie ein günstiges Präparat zeigt, gegen das Herz zu gewölbt erscheint, also auch nur Flüssigkeiten in das Herz hereinlassen kann, sich aber durch den Druck etwa vom Herzen kommenden Blutes schließen muß. Durch diese Beobachtung wird unsre andre Annahme zur Gewißheit, daß diese Röhren den Zweck haben, die verdauten, von den Darmepithelzellen aufgenommenen Nahrungssäfte, oder kurz gesagt die Lymphe dem Herzen zuzuführen. Unter diesem Gesichtspunkte werden wir jetzt auch erst die Eigentümlichkeiten des Darmaufbaues richtig verstehen lernen. Die von den Darmepithelzellen aufgenommenen Nahrungssäfte diffundieren durch die rings den Darm umgebenden Pigmentzellen. Diesen müssen wir irgend eine physiologische Einwirkung auf den Nahrungssaft zusprechen, die wir sonst bei den sogenannten Leberschläuchen annehmen, die bei allen Ostracoden, mit Ausnahme der meisten Cypridiniden, angetroffen werden und sich, wie wir annehmen möchten, aus diesen ursprünglichen Pigmentzellen durch örtlich begrenzte Differenzierung entwickelt haben. Die so entstandene Lymphe sammelt sich nun um den Darm und wird durch das abschließende Bindegewebe gehindert, in die Leibeshöhle zu dringen. Von der Leibeshöhle dringt vielmehr das Blut oder die Leibeshöhlenflüssigkeit durch die erwähnten Lücken in dieses den Darm umgebende Maschenwerk, mischt sich entweder direkt mit der Lymphe oder nimmt sie durch Osmose auf, wird durch das Capillarnetz gesammelt und endlich durch die beiden Röhren, die wir jetzt kurz mit dem Namen »Lymphgefäße« bezeichnen wollen, dem Herzen zugeführt.

Hier mischt sie sich mit dem durch die beiden hinteren Ostien einströmenden sauerstoffreichen Blut und wird nun durch die vordere Ausflußöffnung zunächst dem Nervensystem zugeführt (Fig. 5).

Es sei gestattet, im Anschluß an das Vorhergehende diesen Leitungsweg zum Nervensystem, von dem speziell das Gehirn in Frage kommt, noch etwas näher zu beschreiben. An die Hinterwand des Gehirns setzen sich verschiedene bindegewebige Fasern an, die, wie Taf. VII, Fig. 6 es zeigt, durch zartes Bindegewebe verbunden sind. Es wird so eine Art von Kanal gebildet, der zum Herzen emporsteigt und noch durch verschiedene bindegewebige Stützbalken, die am Oesophagus befestigt sind, an Stabilität gewinnt. Der untere Teil dieses Bindegewebes verläuft unter dem Herzen weiter, wobei er sich verbreitert und sich endlich oben an der hinteren Leibeswand festsetzt. Dadurch wird eine das Herz tragende Unterlage geschaffen (Taf. VII, Fig. 6). Die Leibeshöhlenflüssigkeit passiert also den beschriebenen Kanal und durchfließt dann die Öffnung zwischen Gehirn und Oesophagus, um die Oberlippe, das Medianauge und die Gliedmaßen zu umspülen.



Textfig. 5.
Schematische Darstellung des Blutkreislaufs. 10 : 1.

Wie schon erwähnt, treffen wir das den Darm umgebende Bindegewebe auch bei andern Cypridiniden an, doch ist bisher bei ihnen noch keine Spur von dem soeben beschriebenen Lymphgefäßsystem entdeckt worden. Es wäre nun möglich, daß es übersehen worden wäre, doch erscheint dies wenig wahrscheinlich, da die Cypridiniden von berühmten Forschern, von denen ich nur Claus nennen möchte, sehr eingehend studiert worden sind. Es bleiben uns zwei Annahmen: entweder steht die *Gigantocypris* der ursprünglichen Stammform näher, und die oberflächlich lebenden Cypridiniden hätten dann das Circulationssystem reduziert; oder es wäre das Umgekehrte der Fall, so daß also die *Gigantocypris* ihr Blutkreislaufsystem weiter ausgebildet hätte. Aus später noch eingehend zu erörternden Gründen möchten wir der ersten Annahme den Vorzug geben. Es darf vielleicht der Versuch gewagt werden, diese abweichende Organisation der *Gigantocypris* auf das Tiefseeleben zurückzuführen. Das pelagische Leben in der Tiefsee verlangt vor allem eine Vorrichtung, die gestattet, ohne großen Aufwand an Muskelkraft im Wasser zu schweben. Dies wird erreicht durch ein günstiges Verhältnis von Volum und Gewicht, d. h. die *Gigantocypris* muß so viel Wasser verdrängen, als ihr eignes Gewicht beträgt. Es ist denkbar, daß dieser Zweck durch die Ausbildung der großen Bluträume erreicht wird, und es ist ferner möglich, daß, um eine Circulation der großen Blutmenge zu erreichen, die Ausbildung der beschriebenen eigenartigen Blutleitungswege nötig wurde.

Es sei gestattet, noch mit einigen Worten auf die Annahme einzugehen, daß die *Gigantocypris* der Stammform der Cypridiniden näher steht als die an der Oberfläche lebenden Cypridiniden. Wir stützen uns bei dieser Ansicht besonders auf Ausführungen von CLAUS in einer Arbeit über Süßwasserostracoden (CLAUS 1895, S. 26). CLAUS sagt hier: »Eine höchst bemerkenswerte, gleichwohl ihrer Bedeutung nach wenig gewürdigte Tatsache ist der Mangel an Blutzellen. Nicht nur bei den Cypriden, auch in den andern Familien der Ostracoden sind Blutkörperchen bislang nicht bekannt geworden. In gleicher Weise verhalten sich auch die Copepoden, während die Phyllopoden, die seit Beginn des Jahrhunderts von den Zoologen und Paläontologen für die ältesten Entomostraken gehalten und nach Begründung der Descendenzlehre phylogenetisch als den Urphyllopoden oder Protostraken am nächsten stehend beurteilt wurden, in keiner Gattung Blutzellen fehlen. Wir werden bei diesem Sachverhalt zu der Anschauung gedrängt, daß der Mangel der zelligen Elemente im Blute beider Entomostrakenordnungen kein ursprünglicher ist, sondern im Zusammenhange mit Vereinfachungen und Rückbildungen andrer Organe, sowie der bedeutenden Reduktion in der Körpergröße als sekundärer Verlust zu deuten ist. Durch die Annahme eines sekundär eingetretenen Verlustes ist ja auch die Tatsache zu erklären, daß in einigen Familien sowohl der Ostracoden (Cytheriden, Cypriden) als der Copepoden (Cyclopiden, Harpactiden usw.), das auf ein kurzes sackförmiges Herz reduzierte Rückengefäß der Cypridiniden und Halocypriden, sowie der Calaniden und Pontelliden völlig fehlt.« Wenden wir die Ausführung dieses um die Phylogenie der Crustaceen so hoch verdienten Forschers auf die *Gigantocypris* an, so kommen wir zu der Ansicht, in der *Gigantocypris* einen sehr alten Vertreter der Ostracoden vor uns zu haben. Es spricht dafür die außergewöhnliche

Größe, wie sie von andern, recenten Formen nicht entfernt erreicht wird, wie sie uns aber durch die Paläontologie von ausgestorbenen Ostracoden bekannt ist. Es sprechen ferner dafür die zahlreich vorhandenen schon erwähnten Blutkörperchen und endlich das komplizierte Circulationssystem. Es soll daraus nicht gefolgert werden, daß die oberflächlich lebenden Cypridiniden sich von unsrer *Gigantocypris* ableiten. Dies mag wieder nur als ein Beweis für die bekannte Tatsache gelten, daß die Tiefseebewohner häufig den Typus der Stammform viel ausgeprägter bewahren, als ihre Verwandten in den oberen Schichten.

Das Medianauge.

Bei dem großen Interesse, das dieses Organ schon rein äußerlich durch seine Form erweckt, und bei den zahlreichen Differenzen, die sich zwischen Müllers und meinen Untersuchungen ergeben, dürfte es wohl angebracht sein, zuerst Müllers Beobachtungen hier wörtlich und unverkürzt wiederzugeben. Müller schreibt: »Das Frontalorgan ragt als großer nasenförmiger Körper oberhalb des Ursprungs der ersten Antenne vor, im Profil zum Teil verdeckt durch den Stamm der zweiten Antenne. Wir unterscheiden an demselben drei in der Nase selbst liegende und zwei nahe der Nasenwurzel liegende Körper von dunklerer Färbung. Die Lage dieser Körper wird durch Fig. 3, 5, Taf. VII, veranschaulicht. Die in der Nase selbst liegende Gruppe besteht aus zwei größeren dünnen, etwas senkrechten, nach unten divergierenden Platten (*a*) von annähernd dreieckiger Gestalt und einer kleineren, dünneren, länglichen Platte (*b*), welche sich zwischen die horizontalen Ränder der vertikalen Platten schiebt. Die Platten bestehen aus einer annähernd homogenen Grundsubstanz, in der sich zahlreiche verzweigte Streifen einer dichteren, stärker färbbaren Substanz finden (Taf. VII, Fig. 12). Die Streifen sind nicht scharf gegen die Grundsubstanz abgegrenzt. Die Anordnung der Streifen läßt stellenweise ähnliche Beziehungen zu den Kernen erkennen, wie beim Rhabdom.

Bei der horizontalen kleinen Platte, von der die Fig. 12 stammt, ist das Bild ein ziemlich übersichtliches; infolge der geringen Dicke der Platte liegen alle Streifen annähernd in einer Ebene, komplizierter wird das Bild an den dickeren, vertikalen Platten, bei denen die Zahl der dichteren Streifen eine größere; bei den seitlichen Körpern (Fig. 3,5 *c*), die einen etwa ovalen Querschnitt besitzen, ist sie naturgemäß am größten; die Oberfläche derselben bietet das Bild einer sehr dichten, welligen Querstreifung (Taf. VII, Fig. 13). Auf Schnitten (Taf. VII, Fig. 4) zeigt sie sich im ganzen Umfang durchsetzt von dichteren, miteinander anastomosierenden Streifen. Die Innervierung erfolgt bei den seitlichen Körpern von der distalen Fläche aus, bei den senkrechten Lamellen anscheinend von der äußeren, bei der kleinen vertikalen von der unteren Fläche, doch habe ich bei den zuletzt genannten keine volle Klarheit erlangt (in einer Fußnote entschuldigt Müller die Unbestimmtheit der Resultate mit dem geringen Material, auf das er angewiesen war). Die Kerne liegen stets lediglich an derjenigen Fläche, oder nahe derjenigen Fläche, an welcher die Nerven an den Körper herantreten. Die beiden seitlichen Körper sind von einem bräunlichen Pigment umhüllt, das einer sehr dünnen strukturlosen Membran aufliegt. Die Grenzen der Pigmentierung habe ich nicht sicher feststellen können. Der mittleren Gruppe scheint eine pigmentierte Hülle zu fehlen, doch dürfte es sich auch hier um einen Verlust des Pigmentes infolge der Konservierung handeln.

Was die morphologische Deutung des Organs anbetrifft, so habe ich schon ausgesprochen, daß ich es als das Frontalorgan anspreche, und zwar halte ich die mittlere Gruppe für homolog dem unteren Abschnitt andrer Cypridiniden, die seitlichen Körper den oberen paarigen Abschnitten. An Stelle der Gruppen von Sehstäbchen sind solide Körper von ähnlicher Zusammensetzung getreten. Bei den seitlichen Körpern (*c*) erkennt man ohne weiteres die Übereinstimmung in der Art der Innervierung und Lage der Kerne. Wie bei den übrigen Cypridiniden haben wir dichtere und stärker lichtbrechende Stäbchen, welche in einer homogenen Masse eingebettet sind, an der man häufig Zellgrenzen nicht zu erkennen vermag. Der wesentliche Unterschied würde in der Beschaffenheit der Stäbchen liegen, die hier viel länger und wellig gebogen sind, sich verzweigen, miteinander anastomosieren. Weniger klar liegen die Verhältnisse bei der mittleren Gruppe. Wir müssen annehmen, daß der ursprünglich einfache Abschnitt zunächst in drei kleinere Körper zerfallen ist. Bei der flächenhaften Entwicklung dieser Körper mußten die Sehstäbchen ihre Lage ändern, sie entwickeln sich parallel der Oberfläche der Körper. Der zitzen- oder stabförmige Fortsatz des Frontalorgans fehlt; nur eine seinem Basalstück entsprechende Anhäufung von Kernen am unteren Rande der Nase und an der Nasenspitze ist als Rest desselben aufzufassen.«

Versuchen wir nun selber, uns Klarheit zu verschaffen. Die Lage des Organs ist von Müller richtig angegeben (Taf. VII, Fig. 1). Ein sehr auffälliger Bestandteil des Organs wird von Müller jedoch nicht erwähnt. Es sind dies die beiden großen, die seitlichen birnförmigen

Körper von hinten kuppelförmig umgebenden Reflectoren (Taf. VII, Fig. 7). Diese sind mit einem kräftigen braunen Pigment bedeckt, welches noch von einer lockeren glänzenden Schicht, einem Tapetum, überzogen ist, das beim lebenden Tiere, wie es von Chun (1896) geschildert wird, in perlmutterähnlichem Glanze irisiert. Diese Reflectoren bilden besonders hinter den birnförmigen Abschnitten tief gehöhlte Mulden, und an dieser Stelle findet sich auch der stärkste Pigmentbelag. Nach der Medianebene zu werden die Reflectoren flacher und umhüllen die dreieckigen Körper, denen also das Pigment, das Müller nicht entdecken konnte, keineswegs fehlt. Das Pigment ist körnig und zeigt eine streifige Anordnung; besondere Pigmentzellen waren nicht nachzuweisen, und wir müssen danach annehmen, daß dies Pigment, von den Sehzellen, an ihren hinteren Abschnitten ausgeschieden wird. Ähnliche Verhältnisse sind übrigens von Claus bei verschiedenen Krustern beschrieben worden. Ferner läßt Müller das Organ aus fünf Körpern zusammengesetzt sein, einer mittleren Gruppe, die aus drei Körpern besteht, und aus zwei seitlichen mit *c* bezeichneten Körpern. Diese Beschreibung und Abbildung erweist sich als eine irrige, auch läßt sich diese Beobachtung Müllers nur schwer mit der sonst allgemein erwiesenen Dreiteiligkeit des Frontalorgans in Einklang bringen. Müller versucht ja allerdings das Organ auf das Frontalorgan der Cypridiniden zurückzuführen. Es gelingt ihm aber nur dadurch, daß er seine drei Teile des Mittelstückes dem einen unteren Abschnitt der Cypridiniden homolog setzt. Nach meinen Beobachtungen setzt sich das Frontalorgan der *Gigantocypris* wie bei allen Krustern aus drei Teilen zusammen: 1.) dem mittleren kleinen, nach unten gelegenen Stück (Taf. VII, Fig. 7), 2.) und 3.) den beiden seitlichen dreieckigen Platten, die sich ohne Unterbrechung in die beiden seitlichen birnenförmigen Körper fortsetzen. Diese sind also nicht selbständig, wie Müller annimmt, sondern nur ein Bestandteil der paarigen Seitenteile des Frontalorgans. Man kann also am Frontalorgan unterscheiden ein unpaares ventrales Stück *a* und zwei laterale Stücke *b*, und ferner einen dreieckförmigen Abschnitt des lateralen Stückes *b* und einen birnförmigen Abschnitt des lateralen Stückes *b* (Taf. VII, Fig. 12). Es wäre also damit äußerlich dies Organ auf das dreiteilige Frontalorgan oder — besser gesagt — auf das dreiteilige Medianauge der Ostracoden zurückgeführt. Unter dem Frontalorgan der Ostracoden ist ein bei den Cypridiniden auftretender Fortsatz des ventralen Teiles des Medianauges zu verstehen, der bei den Halocypriden, wo das Medianauge zurückgebildet ist, die bekannte mächtige

Ausbildung erlangt. Schon Claus (Claus 1895, S. 24) betont, daß diese beiden Organe, nämlich Frontalorgan und Medianauge, unmöglich als ein und dasselbe Organ zusammengeworfen und als Frontalorgan bezeichnet werden können. Wir werden deshalb die Bezeichnung »Frontalorgan«, womit Müller in seinen Arbeiten sowohl das Medianauge der Cypridiniden, als auch das Frontalorgan der Halocypriden bezeichnet, künftig nicht mehr anwenden, sondern nur noch vom Medianauge der *Gigantocypris* sprechen.

Um die Homologie mit dem Medianauge der Crustaceen völlig zu erweisen, suchen wir Aufschluß über den histologischen Aufbau der drei beschriebenen Stücke zu gewinnen. Es hatte langjähriger Forschung berühmter Autoren bedurft, um über das Medianauge der Crustaceen Klarheit zu erlangen. Zenker, Fr. Leydig und Grenacher förderten nacheinander unsre Kenntnis von dem Bau des Medianauges. Claus gebührt das Verdienst, die Dreiteiligkeit desselben als konstanten und allgemein gültigen Charakter als erster erkannt und hervorgehoben zu haben, und ihm verdanken wir auch eine eingehende und alle Klassen der Entomostraken umfassende histologische Darstellung desselben. Claus beschreibt in seinen älteren Arbeiten in dem Medianauge eine streifige mit großen Kernen untermischte »Unterlage nervöser Natur«. Erst durch verfeinerte Untersuchungsmethoden glückte es Claus, in dieser Substanz Zellgrenzen nachzuweisen, und es wurde dann zur völligen Gewißheit, daß sich die drei Teile der Medianaugen aus Sehzellen zusammensetzen, deren streifiger Inhalt bis dahin verhindert hatte, die Zellkonturen zu erkennen. Claus beschreibt ferner die peripher gelegenen Kerne und die ventral dem Pigment angelagerten cuticularen Stäbchen, die percipierenden Elemente. Die Innervierung erfolgt stets von der Außenseite, also dort wo die Kerne liegen. Diese höchst wertvollen Ergebnisse, die Claus in seiner vortrefflichen Arbeit: »Über das Medianauge der Crustaceen« niederlegte, lassen uns auch Klarheit über das sonderbar umgestaltete Medianauge der *Gigantocypris* gewinnen. Betrachtet man den dreieckigen Abschnitt eines Seitenstückes, nachdem man ihn mit Hämalaun oder Karmin gefärbt hat, unter dem Mikroskop, so erkennt man ein typisches Pflasterepithel. Man sieht der geringen Dicke des dreieckförmigen Stückes entsprechend zahlreiche flache Zellen mit großen Kernen, die in ihrer Form etwas variieren und deren Zellgrenzen einen geschlängelten Verlauf zeigen. Nach den birnförmigen Abschnitten zu werden diese Zellen länger, während sie an der »Nasenspitze«, um Müllers treffenden Ausdruck zu gebrauchen, kleiner werden und enger zusammenrücken. Dadurch entsteht hier die Anhäufung von Kernen, die Müller bemerkte und für den Rest des stabförmigen Fortsatzes hielt. An den Zellgrenzen lagert eine dichte, lichtbrechende Substanz, in der wir also die dichteren, stärker färbbaren Streifen von Müllers Beschreibung wieder erkennen. Auf dem birnförmigen Abschnitt vermögen wir äußerlich nur zahlreiche Kerne und wieder die bekannten Streifen zu unterscheiden, auch ein Querschnitt gibt kein besseres Resultat. Man sieht dann genau dasselbe, was schon Müller beschreibt: Eine hellere Grundsubstanz und in dieser die zahlreichen »dichteren, miteinander anastomosierenden Streifen«, außerdem peripher gelagert zahlreiche Kerne. Erst ein günstiger Längsschnitt gibt uns hier weiteren Aufschluß (Taf. VII, Fig. 13 u. 9). An der vorderen Peripherie liegen wieder zahlreiche Kerne, die »Streifen« laufen aber jetzt nicht mehr wirr durcheinander, sondern man erkennt unschwer, daß sie die Zellgrenzen der zu den Kernen gehörigen Zellen bilden. Im Prinzip also dieselben Verhältnisse, wie bei den dreieckförmigen Abschnitten, nur daß hier die Zellen äußerst lang und dünn sich ausgezogen haben. Sie verlaufen nicht geradlinig, sondern bilden zahlreiche und unregelmäßige Windungen und schlängeln sich von der vorderen, dem Lichte zugewandten Seite, wo auch die Kerne liegen, gegen den Reflector zu, in schräg aufsteigender Richtung. Dachziegelartig lagert so eine Schicht dieser langen, nach allen Richtungen gekrümmten Zellen über der andern. Sie bilden den birnförmigen Abschnitt, und es hat den Anschein, daß alle Zellen, wenn auch nur wenig auffällig, nach der Mitte zu konvergieren. Durch diese eigenartigen Lagerungsverhältnisse ist es auch erklärlich, daß wir auf Schnitten immer nur eine Reihe von Kernen treffen, und ebenso immer nur den zugehörigen vorderen Abschnitt der Zellen, an dem sich dann angeschnittene Stücke drüber und drunter gelagerter Zellreihen anschließen.

Wie bemerkt, lagert an den Zellgrenzen eine stark färbbare und lichtbrechende Substanz. Diese besteht, wie es schon Claus für andre Ostracoden beschrieb, aus einer faserigen Masse, sie läßt an einigen Stellen eine feine Haarstruktur erkennen, so daß zeitweise die Vermutung auftauchte, daß hier Stiftchensäume vorliegen, doch ließ sich dies nicht sicher nachweisen, da das vorliegende Material nicht so konserviert war, um derartige histologische Feinheiten deutlich erkennen zu können. Als percipierende Elemente möchten eher zahllose stark glänzende Körperchen anzusprechen sein, die man in dieser stark färbbaren Substanz antrifft, während man das von Claus bei andern Ostracoden beschriebene, am Grunde der Zellen liegende stark glänzende cuticulare Stäbchen, das er als percipierendes Element beschreibt, nicht entdeckt. An Stelle des einen Stäbchens wären danach also zahlreiche kleinere Elemente getreten; diese Tatsache würde uns nichts völlig Neues bieten. Claus beschreibt schon (Claus 1891, S. 225) mehrere derartige Fälle. So konnte er z. B. bei dem Medianauge von *Limnetis* keine »cuticularen Stäbchen von Stiftform nachweisen, dagegen unmittelbar an der Grenze des gelben Tapetums und der Retinazellen in den letzteren matt glänzende Körperchen von geringer Größe beobachten, welche vielleicht die gleiche Bedeutung haben und den glänzenden Kügelchen im Auge der Daphniden entsprechen möchten«. Ebenso hatte er bei dem Medianauge von *Candace* und *Cetochilus* zahlreiche Kristallkugeln nachgewiesen (ibid.), die er nicht nur als »lichtbrechende, sondern zugleich als percipierende Elemente« deutete, und »von denen jede möglicherweise einer Nervenfaser angehört«. Diese Nervenfasern können bei der *Gigantocypris* vielleicht in den beschriebenen Härchen vorliegen, der Nerv selber ist deutlich zu erkennen. Er verläuft in der Mitte der Zellen und verläßt diese am spitz auslaufenden, dem Licht zugewandten Ende, wo er sich (Taf. VII, Fig. 9) um den großen Kern windet. Diese aus jeder Zelle austretenden Nerven vereinigen sich zu einem mächtigen Nerven, den man schon mit bloßem Auge deutlich erkennen kann. Ehe wir uns jedoch der näheren Beschreibung dieser Nerven widmen, empfiehlt es sich, kurz das Ergebnis unsrer histologischen Untersuchung zu ziehen. Die grundlegenden Verhältnisse, die Claus für das Medianauge festlegte, vermochten wir auch bei der *Gigantocypris* nachzuweisen. Es wurde gezeigt, daß dasselbe aus Sehzellen zusammengesetzt ist. Diese erfahren ihre stärkste Ausbildung im birnförmigen Abschnitt, und werden flach im dreieckförmigen Abschnitt. Das mittlere Stück *a* zeigt, wie hier noch eingefügt werden möge, ähnliche Verhältnisse wie der dreieckförmige Abschnitt, doch dürfen wir wohl aus der geringen Größe und weniger starken Innervierung schließen, daß es nicht so stark in Anspruch genommen wird. Es wurden ferner die peripher gelegenen Kerne, und was besonders wichtig ist, der von dieser Seite ein- bzw. austretende Nerv nachgewiesen. Auch die eingelagerten, stark glänzenden Körperchen vermochten wir auf schon von Claus beschriebene Verhältnisse zurückzuführen, und das Pigment mit Tapetum wurde auf dem Reflector nachgewiesen.

Wie schon erwähnt, schließen sich die zahlreichen, aus den Sehzellen austretenden Nerven zu einem gemeinsamen starken Nerven zusammen. Dieser ist von einer bindegewebigen Scheide umgeben, deren Kerne man an einigen Stellen nachweisen kann. Er verläuft schräg nach unten und hinten und vereinigt sich bald mit einem gleich starken Nerven, der den dreieckigen Abschnitt innerviert. Er tritt dann mit dem homologen Nerven des andern ventralen Stückes in die Mitte des stark entwickelten Gehirns ein. Zwischen diesen großen Nerven entspringen im Gehirn zwei kleinere dünne Nerven, die das dritte ventrale Stück des Medianauges innervieren, die sich aber, kurz bevor sie an es herantreten, zu einem einzigen Nerven vereinigen (Taf. VIII, Fig. 23). Während schon die Gabelung der zwei großen, die Seitenstücke innervierenden Nerven als eine Abweichung von der sonst üblichen Innervierung der Medianaugen zu verzeichnen ist, die sich aber aus der Umgestaltung der Seitenstücke erklären läßt, so muß die Innervierung des Ventralstückes durch zwei getrennt aus dem Gehirn tretende Nerven als höchst eigentümlich und auffallend bezeichnet werden, da, soweit uns bekannt, bei allen bisher beschriebenen Medianaugen dem ventralen Stück immer nur ein Nerv zukommt. Es ist ferner das Hinaufrücken des Medianauges hervorzuheben.

Wie bei allen Ostracoden wird das Medianauge, dessen drei Stücke von einer gemeinsamen zarten Membran umhüllt werden, von dem Ectoderm umschlossen. In diesem bemerkt man unter dem kleinen ventralen Stück des Medianauges stets eine geringe, aber bei allen Exemplaren deutliche Anhäufung von Kernen, wodurch ein kleiner hervorspringender Zapfen gebildet wird (Taf. VII, Fig. 1 *pr*). Man darf diesen Zapfen vielleicht mit dem zitzenförmigen Fortsatz am Medianauge andrer Cypridiniden vergleichen, der nach Claus als eine rein cuticulare Bildung anzusehen ist.

Wir möchten uns jetzt noch mit einer Einrichtung am Medianauge der *Gigantocypris* vertraut machen, die, so vollkommen sie ihren Zweck erfüllen mag, durch ihre Einfachheit auffällt. Es ist dies eine Vorrichtung, die den Zweck hat die Lichtstrahlen zu vereinigen, also ein dioptrischer Apparat. Dieser fehlt den meisten Medianaugen; mitunter treten Secretlinsen auf, und soweit aus der Literatur zu ersehen war, liegt nur in dem von Claus beschriebenen Medianauge von *Miracia* (Claus 1891, S. 267) ein Fall vor, wo große Cuticularlinsen vorhanden sind. Bei der *Gigantocypris* wird der gewünschte Zweck dadurch erreicht, daß sich die Leibeshaut konvex über den Reflector legt (Taf. VII, Fig. 1) und mit diesem am oberen und seitlichen Rande fest verwächst; der so gebildete Hohlraum ist mit Leibeshöhlenflüssigkeit erfüllt, wie man durch den Nachweis zahlreicher Blutkörperchen erkennt. Daß diese Einrichtung eine Linse zu ersetzen vermag, ist leicht einzusehen. Unser Interesse wird noch dadurch beträchtlich gesteigert, daß wir an ihr eine Art von Accommodationsvorrichtung zu erkennen vermögen. Schon am in der Schale befindlichen Tier sieht man zwei ziemlich starke Muskeln, die sich oben an der Schale festsetzen und nach dem Medianauge hinablaufen, wo sie hinter den beiden in den Reflectoren liegenden Seitenstücken verschwinden (Taf. VII, Fig. 1). Durch nähere Untersuchung finden wir, daß beide sich an einem bindegewebigen Band festsetzen, welches auf der Hinterseite die beiden dreieckförmigen Abschnitte verbindet. Dieses bindegewebige Ligament dringt durch den Reflector, durchsetzt den von ihm und der Leibeswand abgegrenzten Raum, wobei es sich fächerartig in mehrere zarte faserige Bündel teilt, die aber alle durch eine gemeinsame Haut verbunden bleiben. Dieses breite Ligament setzt sich nun an der konvex vorgewölbten Leibeswand fest. Die Wirkung dieser Einrichtung ist unschwer einzusehen. Kontrahieren sich die beiden an der Schale befestigten Muskeln, so wird der untere Teil der über den Reflector gespannten Leibeshaut näher an diesen herangezogen, dadurch wird sie weniger konvex, und der Brennpunkt verschiebt sich.

Ehe wir uns noch weiter mit diesem Apparat beschäftigen, ist es zweckmäßig, einige Erörterungen vorauszuschicken über die Funktion des Medianauges überhaupt und über diejenige dieses Organs bei der *Gigantocypris* im besonderen. Nach dem Urteil namhafter Autoren, das durch die Experimente von Loeb und Groom (1888 u. 1890) bestätigt wurde, vermag das einfach gebaute Medianauge nur Licht zu percipieren und danach den Organismus zu reflectorischen Bewegungen zu veranlassen. Claus nimmt jedoch für die best entwickelten Medianaugen, wie sie z. B. bei den Ostracoden die Cypriden haben, eine schwache Bildrezeption an (Claus 1891, S. 225). Wir können stets einen gewissen Zusammenhang zwischen Medianauge und paarigen Seitenaugen konstatieren, und es empfiehlt sich, auf diese nicht uninteressanten Verhältnisse kurz einzugehen.

Die vollkommensten Medianaugen treffen wir bei den Copepoden an, denen Seitenaugen bis auf geringe Reste bei den Pontelliden völlig fehlen. Bei den Branchiopoden wird das Medianauge zurückgebildet. Es ist häufig kaum noch nachweisbar und verschwindet sogar bei den Cladoceren mitunter völlig; bei den höheren Krebsen tritt es stets im Naupliusstadium auf, wird aber bei den ausgebildeten Tieren völlig durch die paarigen Seitenaugen verdrängt, oder ist höchstens bei sehr wenigen Formen stark rudimentär nachweisbar. Bei den Ostracoden finden wir die schönsten Medianaugen bei den Cypriden, denen seitliche Augen völlig fehlen; bei den Cypridiniden, wo diese vorhanden sind, bemerken wir, daß von der mehr oder weniger vollkommenen Ausbildung der Seitenaugen das Medianauge beeinflußt wird. So ist z. B. bei der Gattung *Eumonopia* Cl., die die Seitenaugen zurückgebildet hat, das Medianauge enorm entwickelt; Claus gibt an, daß es das zwanzigfache Volumen des Medianauges von *Cypridina mediterranea* habe, welche Form ja bekanntlich sehr schöne Seitenaugen hat. Wir möchten jetzt noch die Verhältnisse, bei den zu den Cypridiniden gehörigen Gigantocypriden und bei den nächsten Verwandten der Cypridiniden, den Halocypriden, untersuchen.

Beide sind in die Tiefsee gewandert, und es ist von hohem Interesse, zu sehen, wie sie die beiden Möglichkeiten, sich dem Tiefenleben anzupassen, ausnutzten. Sie konnten entweder ihre lichtpercipierenden Organe völlig zurückbilden und dafür andre Sinnesorgane, die z. B. dem Tastsinn dienen, stärker ausbilden; oder sie konnten den zweiten Weg einschlagen und diese lichtpercipierenden Organe mächtig vergrößern. Den ersten Weg schlugen die Halocypriden ein, den zweiten die Gigantocypriden. Bei den Halocypriden finden wir weder eine Spur vom Medianauge, noch von Seitenaugen, dafür aber den kurzen Fortsatz am Medianauge der Cypridiniden zu einem mächtigen, reich innervierten Tast- und Spürorgan umgebildet und die Antennen mit den bekannten umfangreichen Sinnesschläuchen ausgestattet. Die Gigantocypriden aber bildeten ihr Medianauge zu dem großen lichtpercipierenden Apparat aus, wie wir ihn kennen gelernt haben. Während ferner ihre an der Oberfläche lebenden Verwandten ihr Medianauge nach dem Modus der Seitenaugen vervollkommneten, indem sie cuticulare Stäbchen ausschieden, wodurch wahrscheinlich eine gewisse Bildperception ermöglicht wird, bildeten die Gigantocypriden ihre Seitenaugen, wie wir es später kennen lernen werden, nach dem Bau ihres Medianauges um, so daß auch diese nur noch Licht percipieren können. Höchstens ein geringes Wahrnehmen von Bewegungen werden wir ihnen noch zusprechen dürfen. Jetzt wird es auch klar, warum bei der *Gigantocypris* die Sehstäbchen vermißt wurden; auf Bildperception wird verzichtet, es herrscht nur das Bestreben, auch die kleinsten Spuren von Licht, die vorbeischwimmende Tiere ausstrahlen, aufzufangen. Deshalb die mächtigen Reflectoren, die alle diese Strahlen sammeln und sie dann in die Sehzellen werfen, wo sie von den beschriebenen, zahlreichen, kleinen, percipierenden Elementen in Nervenreize transformiert werden.

Von der *Cypridina* schreibt nun CLAUS (CLAUS 1891, S. 225): »Gewiß ist die Reflektion der Lichtstrahlen im Auge des lebenden Tieres eine sehr vollständige und zum Leuchten im Dunkeln im hohen Grade befähigt, wie denn auch die neuerdings beobachtete Lichtausstrahlung von besonderen Leuchtorganen auf das nächtliche Leben der Cypridinen hinweist.« Ebenso weiß GARBINI (GARBINI 1887, S. 35) von diesem Leuchten der *Cypridina*-Augen zu berichten. Wenn dies schon bei Oberflächenformen beobachtet ist, so dürfen wir bei der *Gigantocypris* sicher ein noch viel intensiveres Leuchten annehmen. Es ist dies sehr wahrscheinlich, denn einerseits eignet sich der große Reflector mit dem auflagernden Tapetum sehr gut dazu, und anderseits fiel den Expeditionsteilnehmern das perlmutterähnliche Glänzen dieses Organs am lebenden Tiere sofort auf. Ein von CHUN in der Dunkelkammer beobachtetes »stark abgeschwächtes, vielleicht nicht mehr lebendes Exemplar«, ließ allerdings kein Leuchten mehr erkennen. Durch die Annahme, daß aus dem Medianauge der *Gigantocypris* Strahlen zurückgeworfen werden, können wir — um endlich wieder auf den Ausgangspunkt dieser Erörterung zurückzukommen — auch vielleicht die Funktion des beschriebenen Accommodationsapparates erklären. Es ist völlig ausgeschlossen, daß durch Accommodation ein scharfes Bild in den Sehzellen erzeugt wird. Abgesehen davon, daß hier die geeigneten Elemente fehlen, tritt ein solcher Apparat erst bei höchst entwickelten Augen auf. Der beschriebene Mechanismus dient sicher vielmehr dazu, die aus dem Auge reflektierten Strahlenbündel in bestimmte Richtung zu dirigieren, so daß vorbeischwimmende Artgenossen oder Beutetiere, kleine Kruster usw., wenn sie in den Bereich dieser anlockenden Blendlaternen kommen, von den seitlichen paarigen Augen bemerkt werden können. Für ein derartiges Zusammenwirken dieser beiden Organe des Medianauges und der seitlichen Augen spricht auch die Lage der letzteren.

Die paarigen Seitenaugen.

Sie befinden sich unmittelbar an der Grenze der beiden Reflectoren des Medianauges, ungefähr in gleicher Höhe mit den birnförmigen Körpern (Taf. VII, Fig. 1). Von den hauptsächlichen Elementen, die man sonst bei Augen antrifft, und wie sie auch die großen seitlichen Augen der an der Oberfläche lebenden Cypridiniden aufweisen, bemerkt man keine Spur. In einer warzigen Auftreibung des Ectoderms sieht man bei näherer Untersuchung vier Blasen, wie sie auch MÜLLER erwähnt. Vom Gehirn tritt der lange Opticus an diese Blasen heran.

Von den vier Blasen liegt eine tiefer als die drei andern, sie ist auch etwas länger und schmäler. Die drei über ihr liegenden Blasen befinden sich ungefähr in derselben Ebene und ordnen sich so an, wie Fig. 10 u. 11 zeigen. Die Nervenfibrillen kann man deutlich in die Blasen eintreten sehen. Auf Schnitten bemerkt man, daß sie hohl und auf der Außenfläche glatt sind. Auf der Innenfläche beschreibt schon Müller »zahlreiche Rippen oder Leisten von stärkerem Lichtbrechungsvermögen«, die einen unregelmäßigen geschlängelten Verlauf nehmen. Er bemerkte ferner, daß bei jüngeren Tieren die Anordnung der Rippen einfacher war, und daß sie die zahlreichen Kerne im Bogen umzogen. Die Untersuchung dieser Verhältnisse ist recht schwierig. Meist sind die zarten Blasen geschrumpft, so daß die Wände sich aneinander legen. Man erhält dann unter dem Mikroskop ein verwirrendes Bild von zahlreichen geschlängelten, lichtbrechenden Leisten und dazwischen gelagerten Kernen. Auf Schnitten fällt auf, daß die Masse, aus der diese Leisten bestehen, die größte Ähnlichkeit hat mit der bei dem Medianauge auftretenden, stark lichtbrechenden Substanz. An günstig gefärbten Blasen aus dem Auge eines jüngeren Tieres erkennen wir ferner eine Anordnung der Rippen, wie sie uns Fig. 10 zeigt. Wir sehen, daß hier die Rippen die Kerne umziehen, wie es ja auch Müller hervorhebt, und daß gewisse, wenn auch unregelmäßige Zellkonturen hervortreten. Diese Verhältnisse erinnern uns an das Bild, das uns der dreieckförmige Abschnitt des Medianauges bot. Wir hatten dort erkannt, daß die Rippen die Begrenzungen von Zellen bilden und ferner nachgewiesen, daß sich diese flachen Zellen unter günstigen Verhältnissen, nämlich im birnförmigen Abschnitte, zu den langgestreckten Sehzellen vergrößerten. Es ist wahrscheinlich, daß bei diesen Augenblasen ähnliche Verhältnisse vorliegen. Die Kerne mit den sie umgebenden Rippen müssen danach als flache Sehzellen betrachtet werden, die diese Blasen völlig auskleiden, und die an ihren Grenzen eine lichtbrechende Substanz ausgeschieden haben, die der beim Medianauge beschriebenen analog ist.

Zur Bildperception sind diese Augen selbstverständlich durchaus nicht imstande, sie haben wie das Medianauge nur den Zweck, Licht zu percipieren. Für diese Funktion ist die Anordnung der Sehzellen die denkbar günstigste, da durch die Verteilung auf der kugeligen Oberfläche der Blasen die beste Möglichkeit zur Perception der spärlichen Lichtstrahlen gegeben ist. Zu diesem Zweck würde aber auch schon eine Blase ausreichen; daß vier Blasen vorhanden sind, die wiederum nicht alle in derselben Ebene liegen, führt zu der Annahme, daß dadurch ein Wahrnehmen von Bewegungen ermöglicht wird. Wenn z. B. ein Körper an der *Gigantocypris* vorbeischwimmt, so werden die von diesem ausgehenden Strahlen die Blasen nacheinander treffen und ihre Sehzellen erregen, und ferner wird ein kleiner Gegenstand nur eine Blase, ein größerer aber zwei oder alle vier zu reizen vermögen. Durch diese nur auf die Wahrnehmung der schwachen Lichtreize der Tiefsee begrenzte Tätigkeit der Seitenaugen der *Gigantocypris* findet auch der völlige Mangel von Pigment eine selbstverständliche Erklärung. Durch die Untersuchung von CHUN (*Atlantis*) ist eine starke Reduktion des Pigments, selbst in den wohlausgebildeten bildersehenden Augen vieler Tiefseekrebse nachgewiesen worden, und da dem Pigment in den Augen einzig eine isolierende bzw. absorbierende Wirkung zukommt (HESSE, »Das Sehen der niederen Tiere«), so würde es in dem vorliegenden Falle nur schädlich wirken. Wie erwähnt, liegen die vier Blasen in einer gemeinsamen Höhle, die durch die Vorstülpung des Ectoderms gebildet wird. Durch die Kommunikation mit der Leibeshöhle ist diese von Leibeshöhlenflüssigkeit prall gefüllt. Es scheint dadurch ein ähnlicher Ersatz für die fehlende Linse bzw. Linsen geschaffen zu sein, wie wir ihn schon beim Medianauge kennen lernten.

Trotz seiner primitiven, wenn auch sicher sehr zweckentsprechenden Zusammensetzung scheint das Auge der *Gigantocypris* ziemlich beweglich zu sein. An jedes Auge treten zwei Muskeln heran, und zwar setzen sich beide am Rande der ectodermalen Hervorstülpung fest. Der eine verläuft nach oben und setzt sich an der Schale fest (Taf. VII, Fig. 1). Er dient also dazu, das Auge nach oben zu heben, um von dort kommende Strahlen wahrzunehmen; der andre Muskel, der noch kräftiger als der soeben beschriebene ist, setzt sich breit fächerförmig am unteren Rande an und befestigt sich, indem er nach unten verläuft, an einer Chitinspange, die an der Grenze von Oesophagus und Mitteldarm den Körper durchsetzt.

Es sei noch kurz erwähnt, daß MÜLLER die in den Augen beschriebenen vier Blasen für »eigentümlich umgestaltete Rhabdome« hält. Dieser Auffassung von MÜLLER möchte ich mich nicht anschließen, denn unter Rhabdom pflegt man für gewöhnlich doch etwas andres zu verstehen. Wir können eher annehmen, daß auf den einzelnen Blasen sehr viele Rhabdome von den flachen Sehzellen ausgeschieden werden, die dann mit den »zahlreichen Rippen von stärkerem Lichtbrechungsvermögen« identisch wären. Im übrigen möchte ich vorläufig auf den Versuch verzichten, die Elemente dieses so abnorm gebauten Auges mit denen der Cypridinidenaugen zu homologisieren. Vielleicht glückt es später durch den Fang von Jugendstadien der *Gigantocypris*, diese Verhältnisse klarzustellen.

Das Nervensystem.

Da die mehr oder minder mächtige Ausbildung der Sinnesorgane den Bau des centralen Nervensystems stark beeinflußt, schien es mir zweckmäßig, die Schilderung desselben erst jetzt folgen zu lassen.

Von dem Nervensystem der Cypridiniden ist bisher sehr wenig bekannt geworden. Müller gibt eine Abbildung desselben (Müller 1894, S. 158), sagt jedoch, daß es ihm nicht gelungen wäre, den Verlauf der einzelnen Nerven und die Innervierung der einzelnen Gliedmaßen zu erkennen. Besser bekannt ist durch die Untersuchungen von Claus das Nervensystem der Cypriden (Claus 1890, S. 55) und Halocypriden (Claus 1891), und ferner werden wir auch die Ergebnisse über das Centralnervensystem der Phyllopoden, die sich eng an die Cypridiniden anschließen, zum Vergleich heranziehen. Unsre Untersuchung über das Nervensystem der *Gigantocypris* wird sich hauptsächlich auf die morphologischen Verhältnisse beschränken und sich nicht auf histologische Einzelheiten erstrecken. Diese Einschränkung war besonders durch das spärliche und seltene Material bedingt. Dies ließ es nicht ratsam erscheinen, die durch Präparation erhaltenen Totopräparate in Schnittserien zu zerlegen, um so mehr da schon diese Präparate bei glücklicher Färbung die Anordnung der einzelnen Ganglien sehr günstig zeigten. Es sei aber gestattet, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, daß die *Gigantocypris*, die auch für die Erkenntnis andrer Organe äußerst günstige Verhältnisse zeigt, in bezug auf das Nervensystem als ein klassisches Objekt bezeichnet werden muß. Im Gegensatz zu andern Krustern, die nicht gerade als günstige Objekte auf diesem Gebiete bekannt sind, zeichnet sich dies durch seine Klarheit und Übersichtlichkeit und durch die nicht schwere Präparation aus. Wenn uns erst die *Gigantocypris* in größeren Mengen zur Verfügung stehen wird, dürfen wir hoffen, durch sie noch manche wertvolle Erweiterung unsrer Kenntnis vom Nervensystem der Kruster und der Arthropoden im allgemeinen zu erlangen.

Wir unterscheiden auch bei dem Nervensystem der *Gigantocypris* das Gehirn, die beiden den Schlundring bildenden Commissuren und das Bauchmark (Taf. VIII, Fig. 23). Zu dem letzteren wollen wir neben der Bauchganglienkette auch das umfangreiche untere Schlundganglion rechnen.

Im allgemeinen fällt die starke Entwicklung des Gehirns und der noch gut erkennbare strickleiterförmige Charakter der Bauchganglienkette auf. Diese strickleiterförmige Gestaltung ist nach Claus (Claus 1886, S. 267) für die Phyllopoden charakteristisch. Bei den oberflächlichen Cypridiniden ist sie, soweit aus den Abbildungen ersichtlich, nicht mehr ausgeprägt, ebenso verschwindet sie völlig bei den Cypriden, wo die Ganglien median eng aneinander stoßen (Claus 1892, S. 149), während sie die Halocypriden bewahrt haben.

Den Hauptanteil an dem Aufbau des großen viereckigen Gehirns haben die seitlich gelegenen, großen Augenganglien und das zwischen ihnen gelegene Ganglion des Medianauges. Es ist sehr schwierig, das Gehirn nach hinten zu begrenzen und zu sagen, wo die Schlundcommissuren anfangen. Diese weisen ohne Unterbrechung auf ihren nach außen gelegenen Seiten einen reichen Ganglienbelag auf und entsenden Nerven zu verschiedenen Gliedmaßen. Wenn wir die beiden großen Ganglien der ersten Antennen als den Abschluß des Gehirns betrachten, so stützen wir uns dabei auf die Ergebnisse mehrerer Forscher, die nachgewiesen haben, daß der zweite Antennennerv bei den niederen Krebsen von der Schlundcommissur abgeht. Ein solches Verhalten wies Claus bei *Branchipus*, bei *Estheria* und den Copepoden nach, während Chun (Chun 1896, S. 196) ein analoges Verhalten bei den Naupliuslarven der Lepaden erkannte. Die Lage der ersten Antenne bei *Gigantocypris* zeigt jedenfalls eine starke Abweichung von derjenigen andrer Ostracodon. In Müllers Zeichnung vom Gehirn der Cypridinen (Müller 1894, S. 158) entspringen die Nerven zur ersten Antenne mitten im Gehirn, und von *Cypris* sagt Claus (Claus 1890, S. 55): »das Mittelhirn gibt die Nerven zur ersten Antenne ab«. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Halocypriden. Die Partie des Gehirns, die durch die beiden ersten Antennenganglien bei *Gigantocypris* gebildet wird, kann man unmöglich als Mittelhirn bezeichnen, höchstens als Hinterhirn. Diese Abweichung ist um so auffallender, als die übrigen Gliedmaßennerven eine nicht zu übersehende Neigung zeigen, nach oben zu rücken. Es ist sehr wahrscheinlich, daß frühe Jugendstadien der *Gigantocypris* auch über die alte Streitfrage der Verrückung der ersten Antenne interessante Beiträge liefern werden.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen sei ein etwas tieferes Eingehen auf die aus dem Gehirn entspringenden Nerven gestattet. Wie schon früher erwähnt, sind die mächtigsten die zum Medianauge verlaufenden (Taf. VIII, Fig. 23). Man vermag zwei zusammenstoßende Ganglien zu unterscheiden mit einem reichen Belag von Ganglienzellen und innerer Marksubstanz oder Neuropil, um den neuen Ausdruck von Bethe zu gebrauchen. Aus ihnen entspringen die beiden starken Nerven, die sich später gabeln und in der uns schon bekannten Weise die Seitenstücke des Medianauges innervieren. Der zwischen ihnen entspringende doppelte Nerv für das untere Stück des Medianauges scheint ebenso wie dieses rudimentär zu sein. Wenn diese Nerven aus den Ganglien heraustreten, verlaufen sie erst ein ziemliches Stück in einer bindegewebigen Hülle, welche das ganze Nervensystem umgibt und auch die Nerven umhüllt. Dieses Bindegewebe oder Neurilemma ist am Gehirn besonders stark entwickelt und bildet auf dem Gehirn noch einen deutlich sichtbaren Aufsatz, wie er bisher, soweit bekannt, noch nirgends beschrieben ist. Noch innerhalb dieser Zone an der äußeren Seite der beiden starken Medianaugennerven findet man zwei symmetrisch gelegene, durch ihre Größe auffallende Zellen (Taf. VIII, Fig. 23 *c*). Sie unterscheiden sich sowohl von den Ganglien- als auch von den Bindegewebszellen. Die Bedeutung dieser Zellen ist unbekannt, doch scheint ihnen bei den Krustern eine weitere Verbreitung zuzukommen. Prof. Woltereck hatte die Liebenswürdigkeit, mir in dem Präparat eines Amphipodengehirns ungefähr an derselben Stelle zwei ganz ähnliche Zellen zu zeigen. Aus der Struktur der Zellen ließ sich hier wie bei der *Gigantocypris* wenig hinsichtlich ihrer Funktion folgern; sie haben ein blasenförmiges Aussehen und weisen an der Peripherie unregelmäßige Conglomerate von Plasma oder Chromatin auf.

Die beiden großen seitlichen Lappen des Gehirns werden von den stark entwickelten Augenganglien gebildet. Wir dürfen daraus schließen, daß die Augen durchaus nicht als rudimentär anzusehen sind. Der Belag von Ganglienzellen zeigt eine eigenartige rosettenförmige Anordnung. Der aus den Ganglien entspringende Opticus ist stark verlängert. Es hängt dies mit der eigenartigen Verlagerung der Augen und des Medianauges sowie der Gliedmaßen zusammen. Es ist dies augenscheinlich eine Folge der durch die Ausbildung des großen dorsalen Blutraumes geschaffenen eigenartigen Gestalt der *Gigantocypris*. Es wurde schon auf die dadurch bedingte, abnorm hohe Verlagerung des Medianauges hingewiesen, woraus die langen Medianaugennerven resultierten. Diese erste Verlagerung scheint nun diejenige der andern Organe nach sich gezogen zu haben. So rückten, wie wir schon sahen, die paarigen Seitenaugen in dieselbe Höhe wie das Medianauge; die erste Antenne liegt beträchtlich höher als bei den oberflächlichen Cypridiniden. Es folgte die zweite Antenne, die Mandibel, erste und zweite Maxille, wie wir noch genauer sehen werden, und erst bei den dann folgenden Gliedmaßen wird die Verschiebung weniger auffällig. Unter dem Opticus entspringt aus dem Gehirn jederseits noch ein feiner Nerv, der bis zum Integument verfolgt werden konnte. Es ist denkbar, daß er die Innervierung der Haut übernimmt. Einen diesem Zweck dienenden Nerv beschreibt z. B. Claus bei *Cypris* ungefähr an dieser Stelle (Claus 1895, S. 17), doch ist es auch nicht ausgeschlossen, daß er an die Muskeln der Seitenaugen herantritt.

Es folgt nun jederseits das große Ganglion der ersten Antenne. Es hebt sich buckelartig (Taf. VIII, Fig. 23) empor, um dann flach abfallend in das Ganglion der zweiten Antenne überzugehen. Wie schon bemerkt, bildet die Lage der ersten Antenne eine alte Streitfrage, besonders seit Ray Lankester seine Hypothese aufstellte, daß die ersten Antennen ursprünglich postorale Anhänge gewesen seien, worauf er besonders durch die Untersuchungen bei *Apus* gekommen war. Er glaubte hier festgestellt zu haben, daß der erste Antennennerv aus der Schlundcommissur seinen Ursprung nahm. Wenn diese Beobachtung auch nicht völlig aufrecht erhalten werden konnte, so ließ sich doch ein deutlicher Unterschied zwischen dem eigentlichen Gehirn und dem ersten Antennenganglion nachweisen. Wie ebenfalls schon bemerkt wurde, zeigt auch die *Gigantocypris* den andern Ostracoden gegenüber dies ursprünglichere Verhalten, und vielleicht, oder sogar sicher dürfte sich dieses bei früheren Jugendstadien noch ausgeprägter zeigen. Durch das hohe Emporrücken der ersten Antenne ist nun wieder eine bedeutende Länge der ersten Antennennerven zu verzeichnen. Dies wird besonders augenscheinlich durch die Lage des sogenannten Basalganglions, welches bekanntlich stets im Basalgliede der ersten Antenne aufzutreten pflegt. Dieses liegt bei der *Gigantocypris* ein ganz beträchtliches Stück vom Gehirn entfernt (Taf. VIII, Fig. 23). Der Gegensatz wird erst recht auffällig, wenn man daneben die Abbildung des Gehirns einer gewöhnlichen *Cypridina* betrachtet (Garbini 1887, S. 35). Zur Verbindung der beiden ersten Antennenganglien dient, wie man deutlich erkennen kann, die den oberen Abschluß des Schlundringes bildende Querfaserbrücke; in ihrem oberen Teil mögen auch wohl Fasern verlaufen, die die beiden Augenganglien verbinden. In dieser Faserbrücke findet man stets eine Gruppe von Ganglienzellen, die eine eigenartig symmetrische Anordnung zeigen. In der Mitte liegen vier Zellen, denen sich dann an jeder Seite eine Anzahl von etwa 6 Zellen anzureihen pflegt. Ungefähr an dieser Stelle zeichnet Müller bei *Cypridina* zwei starke Nerven, die die Oberlippe innervieren sollen (Müller 1894, S. 158). Bei der *Gigantocypris* ist an dieser Stelle von derartigen Nerven keine Spur zu sehen. Der Oberlippennerv, der sicherlich vorhanden, aber anscheinend schwächer als sonst entwickelt ist, dürfte in einem der kleinen Nerven zu suchen sein, die an der Schlundcommissur entspringen. Ihr Verlauf ließ sich aber nicht sicher verfolgen.

In die zweite Antenne tritt ein äußerst starker Nerv ein. Seine Ursprungsstelle gehört unzweifelhaft nicht mehr dem Gehirn an, doch dürfte durch die oben beschriebene Querfaserbrücke auch eine Verbindung der beiden zweiten Antennennerven erreicht werden. Es folgt jetzt ein feiner Nerv, dessen Verlauf nicht genau verfolgt werden konnte. Der dann folgende Nerv der Mandibel ist kräftig entwickelt. Er gabelt sich bald nach seinem Ursprung aus der Schlundcommissur in mehrere Stämme. Etwas oberhalb dieser Gruppe tritt noch ein feiner Nerv besonders in die Mandibel ein. Die Lage dieses Mandibularnerven läßt wieder deutlich erkennen, wie erheblich der Bau des Centralnervensystems der *Gigantocypris* von dem andrer Ostracoden abweicht. Allgemein pflegt sonst der Mandibularnerv seinen Ursprung aus der Bauchganglienkette bzw. dem Unterschlundganglion zu nehmen. Z. B. beschreibt Claus bei Süßwasser-Ostracoden (Claus 1895, S. 17) als ersten Abschnitt der Bauchganglionkette »eine breite untere Schlundganglienmasse, welche dem vereinigten Mandibel- und Maxillenganglion entspricht«. Ebenso schreibt er in seiner früheren Arbeit über die Organisation der Cypriden: »Die Bauchganglienkette erstreckt sich durch die Länge des Körpers bis zum Geschlechtsapparat und verläuft in ihrem vorderen weiteren Abschnitte unter der kielförmig vorstehenden Brustplatte .... Dieser Abschnitt faßt die beinah bis zur Verschmelzung zusammengedrängten Ganglien der Mandibeln, Maxillen und Kieferfüße in sich.« Bei der *Gigantocypris* müssen wir zweifellos die Stelle, wo der Mandibularnerv entspringt, noch zu den Schlundcommissuren rechnen.

Die Commissur hat nicht nur den Zweck, eine Verbindung zwischen supraösophagealem und subösophagealem Ganglion herzustellen, sondern zeigt selbst eine deutliche Zusammensetzung aus mehreren Ganglien. Die Verbindungen zwischen diesen einzelnen Ganglien haben wir sehr wahrscheinlich teils in der beschriebenen Querfaserbrücke im supraösophagealen Ganglion, teils im subösophagealen Ganglion zu suchen.

Noch augenscheinlicher wird dies abweichende Verhalten durch die Lage der Nerven zur ersten und zweiten Maxille. Während diese sonst völlig der eigentlichen Bauchganglienkette angehören, entsendet sie hier das Unterschlundganglion. Der erste Maxillarnerv teilt sich wie der Mandibularnerv hauptsächlich in drei Äste. Die Innervierung der zweiten Maxille erfolgt durch drei getrennt nacheinander entspringende Nerven. Von diesen entsendet das Unterschlundganglion selber zwei. Diese versorgen die Muskeln, die dem eigentlichen Kauteil der zweiten Maxille angehören. Die Atemplatte der zweiten Maxille wird durch einen dritten besonderen Nerv innerviert, der, ein beträchtliches Stück von den beiden andern entfernt, gleichzeitig zu der eigentlichen Bauchganglienkette überleitet (Taf. VIII, Fig. 23). Durch die abweichende Lage der Mandibular- und Maxillarganglien wird auch der Verlauf zweier charakteristischer Muskelbündel beeinflußt. Es sind dies zwei Bündel, die sich an der Unterlippe festsetzen und zu deren Bewegung dienen (Taf. VIII, Fig. 23). CLAUS gibt für *Cypris* an (CLAUS 1890, S. 55), daß sie durch die Lücke zwischen Mandibel und Maxillenganglien hindurchtreten; da bei der *Gigantocypris* eine direkte Verbindung zwischen den beiden Mandibelganglien fehlt, so schieben sich hier die beiden Muskeln durch den Spalt zwischen Oesophagus und Unterschlundganglion hindurch.

An das Unterschlundganglion schließt sich die Bauchganglienkette. Auch deren Bau zeigt ein von andern Ostracoden abweichendes Verhalten. Allgemein wird bei diesen die schwache Gliederung der Bauchkette hervorgehoben. So sagt MÜLLER von den Cypridae (MÜLLER 1894, S. 158): »An der Bauchganglienkette kann ich keine deutlichen Reste einer Gliederung nachweisen«, und (ibid.) von den Cypridinidae: »Außer dem Schlundring existiert, von diesem ziemlich scharf abgesetzt, ein thoracales Ganglion, hervorgegangen aus der Verschmelzung verschiedener Ganglien.« Bei der *Gigantocypris* sind, wenn auch nicht große, so doch immerhin deutliche vier Quercommissuren vorhanden, die die entsprechenden Ganglien verbinden. Diesen für alle Phyllopoden charakteristischen Bau der Ganglienkette möchten wir als weitere Stütze unsrer Annahme des hohen phylogenetischen Alters der *Gigantocypris* beanspruchen.

Aus den ersten stärkeren Anhäufungen der Ganglienzellen, die durch eine Querbrücke verbunden sind, entspringen die beiden Nerven zur zweiten thoracalen Gliedmaße, und zwar befindet sich die Ursprungsstelle dieser beiden Nerven an der Unterseite des Ganglions (Taf. VIII, Fig. 23). Die beiden Nerven dieses fast zu einer Gliedmaße verschmolzenen Extremitätenpaares vereinigen sich in dessen Basalglied zu einem Ganglion.

Eng mit ihm verbunden ist das Ganglion, welches den starken Nerv zum Putzfuß entsendet. Auch zwischen diesen beiden entsprechenden Nerven ist eine Quercommissur vorhanden. Die dann folgenden Nerven lassen sich in ihrem Einzelverlauf schwer verfolgen. Sie ziehen alle nach hinten und innervieren hier die Furca, die mannigfaltigen Muskeln der Leibeswand, und eine letzte starke Anhäufung von Ganglienzellen unmittelbar vor den äußeren Geschlechtsanhängen dürfte die Versorgung der Genitalorgane übernehmen. Dieses letzte Genitalganglion hat eine größere Ausdehnung, als aus der Abbildung ersichtlich ist, doch glückte es nicht, diesen Abschnitt unversehrt aus den zahlreichen umgebenden Muskeln und Bindegewebsfasern zu isolieren. Zwischen dem abschließenden Genitalganglion und der erwähnten Quercommissur der Putzfußnerven befinden sich noch zwei Quercommissuren, und zwar eine stärkere und eine äußerst zarte und dünne (Taf. VIII, Fig. 23). Hier wurde noch folgende nicht unwichtige Beobachtung gemacht: Auf der eben erwähnten starken Quercommissur, oder unmittelbar hinter derselben liegt ein selbständiges Ganglion, in dem mehrere große Ganglienzellen, etwa vier bis fünf, erkennbar sind (Taf. VIII, Fig. 23 *g.sy*). In der Mitte ist es bauchig aufgetrieben und verjüngt sich allmählich auf beiden Seiten. Hier treten Fasern aus, die sich zwischen den Fasern der Längsstränge der Bauchkette verlieren. Die bauchige Mitte des Ganglions aber entsendet nach vorn und hinten einen feinen Fortsatz, der sich hinten bis zu der erwähnten zarten Quercommissur verfolgen ließ, wo er in eine Anhäufung von Ganglienzellen eintritt und vorn bis zur Quercommissur des Putzfußes verläuft. Leider war es aus Mangel an Material nicht möglich, den vollständigen Verlauf dieses Nervenkomplexes festzustellen, doch darf man hoffen, daß sich eine Verbindung mit dem Darmsystem nachweisen lassen wird, und daß wir dies Nervensystem als ein sympathisches ansprechen dürfen. Es wäre dies, soweit bekannt, das erstemal, daß sich für einen Entomostraken ein sympathisches Nervensystem nachweisen ließe.

Das Muskelsystem.

Die Muskulatur erscheint auf den ersten Blick äußerst kompliziert, doch glückt es bald, Klarheit in das Gewirr von Muskelfasern zu bringen. Wir können die Muskulatur, wenn wir von der schon erwähnten Muskulatur des Darmtractus und der noch kurz bei den Genitalien zu besprechenden Muskulatur absehen, in drei Gruppen trennen. Nach dem Ort, an dem sich die Muskeln festsetzen, unterscheiden wir: 1.) die

Muskeln, die sich am Furcalfeld befestigen, dann 2.) diejenigen, denen das Endoskelet als Anheftungspunkt dient und 3.) die Muskeln, welche an der äußeren Schale inseriert sind.

Zahlreiche starke Muskelbündel setzen sich an dem sogenannten Furcalfeld fest (Taf. VII, Fig. 1) und verlaufen nun, sich in zahlreiche feine Muskelfasern auflösend, an der Innenseite der Leibeswand zum Rücken empor, wo sie sich wieder zu einheitlichen Muskelbündeln zusammenschließen. Zwei dieser Bündel, und zwar diejenigen, die sich genau in der Mitte der hinteren chitinigen Abgrenzung des Furcalfeldes inserieren, endigen nicht an der Stelle, wo sich die Leibeswand in die innere Schalenlamelle umbiegt, oder befestigen sich nicht an der äußeren Schalenhaut, sondern überbrücken sozusagen die Lücke zwischen vorderem und hinterem Abschnitt der Leibeswand, ziehen jederseits am Herzen vorbei und befestigen sich vorn an der Leibeswand (Taf. VII, Fig. 1). Es ist dies ein Verhalten, welches von andern Ostracoden noch nicht beschrieben ist, doch dürfte der Nachweis dieser beiden Muskeln bei den kleineren Formen nur wegen ihrer geringeren Größe noch nicht geglückt sein; sie bilden eine so notwendige und zweckentsprechende Verbindung des vorderen mit dem hinteren Körperabschnitt, daß sie wohl allen Ostracoden zukommen dürften. Außer den oben beschriebenen Muskelbündeln verlaufen an der inneren Seite der hinteren Leibeswand zahlreiche konzentrische Kreise von feinen Muskeln, die die vorher beschriebenen, nach oben verlaufenden Muskelbündel rechtwinkelig kreuzen. Innerhalb des Furcalfeldes, das von einer starken Chitinleiste eingefaßt wird, verlaufen von der Mitte nach der Peripherie jederseits fächerförmig fünf starke Muskelbündel, die wohl ausschließlich zur Bewegung der Furca dienen. Ferner befestigt sich jederseits an der Einfassung der Furca ein starker, glänzender, sehniger Muskel, der nach vorn verläuft und sich schließlich mittels drei Connectivfasern am Endoskelet befestigt. Dadurch wird die Hauptverbindung zwischen vorderem und hinterem Körperabschnitt vermittelt.

Das Endoskelet besteht aus einer starken chitinigen Spange, die nach unten noch durch eine feinere chitinige Haut verbreitert wird. Es durchsetzt den Körper an der Grenze von Oesophagus und Mitteldarm. Sie steht ferner mit chitinigen Verstärkungen des Ectoderms in Verbindung, die besonders von der Ober- und Unterlippe nach hinten verlaufen. An dieser Spange setzen sich außer den beschriebenen Muskeln solche zu den Gliedmaßen und zu den Seitenaugen fest; außerdem heftet sich an jeder Seite die gemeinsame Sehne der Schalenmuskeln an.

Die zwei Schalenmuskeln bestehen jeder aus ungefähr zwölf einzelnen, deutlich quergestreiften Bündeln, die von einer gemeinsamen Sehne ausstrahlen, abgesehen von einem einzigen, das sich selbständig am Ende des Endoskelettes befestigt. Die stärksten Muskeln, die vom Endoskelet nach unten verstreichen, gehören zur zweiten Maxille; die Wirkung einiger dieser Muskelbündel wird noch dadurch gesteigert, daß die an der rechten Seite des Endoskelettes befestigten Muskeln zur linken zweiten Maxille verlaufen und umgekehrt. Dadurch kann das zweite Maxillenpaar zum Halten und Zerstückeln der Beute fest zusammengepreßt werden. An der erwähnten zarten Chitinhaut des Endoskelettes greifen zartere Muskelbündel an, die die Atemplatte der zweiten Maxille in schwingende Bewegung versetzen. Nach hinten verläuft ein schwaches Muskelpaar zur zweiten thoracalen Gliedmaße, ebenso einige Muskelfasern zum Putzfuß, der sich aber auch noch mit einem Muskelbündel an dem vom Furcalfeld heranziehenden starken chitinig glänzenden Muskel befestigt. Oben trägt das Endoskelet zwei Vorsprünge. Hier greift je einer der beschriebenen Muskeln an, die zum paarigen Seitenauge hinaufziehen und sich dort fächerförmig anheften. Vorn treten noch einige Muskeln zur ersten Maxille an das Endoskelet heran, doch verlaufen die meisten Muskeln derselben zur Leibeswand. An dieser sind auch die Muskeln zur Mandibel, zweiten und ersten Antenne verankert. Doch senden die beiden letzten auch noch je ein Muskelbündel zum Rücken empor, wo sie an der äußeren Schalenlamelle inserieren (Taf. VII, Fig. 1); der in ihrer Nähe sich festsetzende Muskel, der von den paarigen Seitenaugen nach oben verstreicht, wurde schon früher erwähnt. Die Muskeln in den Gliedmaßen selber sind so genau wie möglich in die Abbildungen eingetragen; sie durchsetzen teils eins, oft aber auch zwei oder mehrere Glieder der betreffenden Gliedmaßen.

Die Genitalorgane.

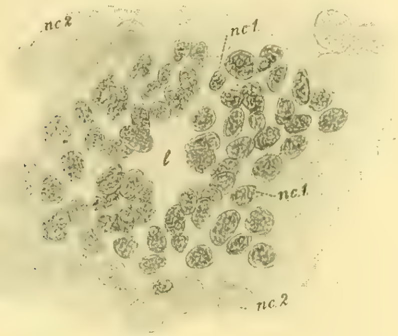
Die Genitalorgane der *Gigantocypris*, mit denen wir uns jetzt noch zu beschäftigen hätten, bieten, wie schon Müller hervorhob, in ihrer äußeren Form nichts Neues. Die Genitalorgane selber wie ihre äußeren Anhänge gleichen den von Cypridiniden beschriebenen. Am männlichen Geschlechtsapparat, der aus dem eiförmigen Hoden und dem einfach verlaufenden schlauchförmigen Vas deferens besteht, fällt am Vas deferens ein eigenartiger flacher Körper auf. Dieser befindet sich am unteren Teile des Vas deferens und scheint mit einer körnigen Masse gefüllt (Taf. VIII, Fig. 20). Das Vas deferens, welches über diesen

Körper hinwegzieht, steht, wie man auf Querschnitten sieht, mit ihm in Verbindung. Sonst ließen sich auf Schnitten des wenig günstigen Erhaltungszustandes wegen keine Einzelheiten erkennen. Da meine beiden untersuchten Männchen noch jung waren, so ist es auch möglich, daß sich dieser Körper noch weiter entwickelt. Vielleicht versorgt er die Spermatozoen mit einem Secret. Sonst ist dieser Körper anscheinend noch nicht bemerkt worden. Das einzige, was sich aus der Literatur zum Vergleich heranziehen läßt, findet sich in einer Arbeit von W. M. S. Marshall (1903) über einen parasitisch lebenden Ostracoden. Er schreibt hier: »Both the testis and the seminal vesicle before their union pass into a peculiar ovoid body . . . it appears filled with a granular mass resembling very much the yolk in the eggs«. Das Vas deferens, welches äußerlich mit Muskeln umgeben ist, weist zahlreiche im Gegensatz zu den meisten Cypridiniden geschwänzte Spermatozoen auf, die in dem eiförmigen Hoden entstehen und dort die verschiedensten Entwicklungsstufen erkennen lassen. Das jüngste der beiden untersuchten Männchen zeigt den Penis erst in der Anlage, die deutlich erkennen läßt, daß der Penis aus einem ursprünglichen Gliedmaßenpaar entstanden ist (Taf. VIII, Fig. 18).

Über die Ovarien der Cypridiniden brachte erst eine neuere Arbeit von Ramsch (Ramsch 1906, S. 338) größere Klarheit. Die Ovarien der *Gigantocypris* waren durch ihre Größe sehr geeignet, seine Resultate zu bestätigen, teils aber auch um noch manche interessante neue Einzelheit erkennen zu lassen. Wie die männlichen, so liegen auch die paarigen weiblichen Gonaden der *Gigantocypris* zu jeder Seite des Magendarmes. Die eigentlichen Ovarien bilden einen flachen Sack, der sich zu den Oviducten verengt, die getrennt in die äußeren paarigen weiblichen Geschlechtsanhänge ausmünden. Wie Ramsch von *Cypridina mediterranea* beschreibt, ist auch bei *Gigantocypris* das Keimlager im Ovarium nur an der Seite entwickelt, die dem Magendarm zugewandt ist. Ramsch berichtet ferner: »Die Eier kommen aus dem Keimlager durch Vorbuchtung der Ovarialhülle in Follikel zu liegen, wo sie ihr weiteres Wachstum durchmachen.« Diese von Ramsch richtig beobachteten Vorgänge können wir durch einige Beobachtungen vervollständigen, von denen wir gewiß annehmen dürfen, daß sie auch auf *Cypridina* zutreffen und dort nur wegen der weniger günstigen äußeren Verhältnisse übersehen wurden. Betrachten wir ein Ovarium von der dem Darm abgewandten Seite (Taf. VIII, Fig, 21), so erblicken wir zahlreiche große Eier, die, dicht gedrängt wie eine Traube, das eigentliche Ovar unsern Blicken entziehen. Wir kommen auch zu der Ansicht, daß die aus dem Keimlager entstandenen Eier auf der ganzen Oberfläche des Ovars die Ovarialhülle emporgehoben haben, um in den so entstandenen Follikeln ihr weiteres Wachstum durchzumachen. Schauen wir nun jedoch das Ovarium von der entgegengesetzten Seite an, so erblickt man eine verhältnismäßig große elliptische Platte, die mit einer verwirrenden Fülle von Kernen übersät ist (Taf. VIII, Fig. 22). Aus diesen, abgesehen von einigen Muskel- und Bindegewebskernen, dem Ovarialepithel angehörigen Kernen differenziert sich das Keimlager, welches man ungefähr in der Mitte der Ellipse beobachtet. Es scheint ebenso wie dies von Ramsch bei *Cypridina mediterranea* beschrieben wird, aus einem Syncytium zu bestehen, wenigstens lassen sich Zellgrenzen höchstens sehr undeutlich wahrnehmen. Die Oogonien lassen sich durch ihre Gestalt und Chromatinstruktur von den umgebenden Kernen unterscheiden. Die heranwachsenden Oocyten streben nun nach allen Seiten von dem central gelegenen Keimlager zur Peripherie (Taf. VIII, Fig. 22); während dieser Wanderung nehmen sie konstant an Größe zu, und zwar vergrößern sie sich auf Kosten der sie zahlreich umgebenden Kerne des Ovarialepithels. Man sieht, wie sich solche Kerne den Eiern anlagern, und zwar so innig, daß es oft den Anschein gewinnt, als ob ein Follikelepithel gebildet werden sollte (Textfig. 6). Dazu kommt es jedoch nicht, insofern die Kerne allmählich zerfallen und von den Eiern aufgenommen werden. Die Eier erhalten eine stetig wachsende Schicht von Dotter, und wenn sie die Peripherie erreicht haben, sind sie schon zu einer ansehnlichen Größe angewachsen. Jeder kugelige Eikern läßt jetzt ein und auch zwei Nucleoli erkennen, die sich durch starke Färbbarkeit auszeichnen. Die zwei Nucleoli scheinen auf einer bestimmten Stufe aufzutreten und später zu einem einzigen Nucleolus zu verschmelzen. Bei dem jungen Weibchen z. B. hatten sämtliche Eier in den Follikeln zwei Nucleoli im Eikern.

Textfig. 6.
Oocyte mit zwei Nährkernen nc_1
d, Dotter; *nc*, Kern. 355 : 1.

Jetzt beginnen die jungen Eier die Ovarialhülle vor sich herzuschieben (Taf. VIII, Fig. 19), so daß eine kleine Vorbuchtung entsteht, die das Ei bald völlig aufgenommen hat; das Ei steht dann mit dem Ovariallumen nur noch durch eine dünne Röhre in Verbindung (Taf. VIII, Fig. 17). Die Kerne aber, die bisher zum Aufbau des Eies dienen mußten, schlüpfen nicht mit in den so entstandenen Follikel, sondern gruppieren sich in großer Anzahl um dessen Eingang. Bei beiden untersuchten Weibchen bildeten diese Kerne nun nicht einen festen Verschluß des Follikels, sondern, indem sie sich konzentrisch um den Eingang zum Follikel anordnen, bleibt in der Mitte eine Öffnung (Textfig. 7 u. Taf. VIII, Fig. 22 u. 17). Da das ältere Weibchen völlig entwickelt war, so dürfte sich an diesem Zustand auch nichts mehr ändern. Die Eier wachsen in den Follikeln zu einer bedeutenden Größe an; die dazu nötigen Stoffe werden sie teils aus dem sie rings umspülenden Blute der Leibeshöhle, zum größten Teil aber nach wie vor aus den zerfallenden Kernen beziehen. Deutlich kann man erkennen, daß die Kerne, die der Eingangsöffnung zum Follikel am nächsten liegen, degenerieren und zerfallen (Textfigur 7). Von außen werden diese Kerne anscheinend immer durch neue ersetzt, bis endlich das Ei seine definitive Größe erlangt hat, in das Ovariallumen zurückschlüpft und dann das Ovarium durch den Oviduct verläßt. Stets befinden sich, wie das schon Ramsch für *Cypridina* hervorhob, mehrere Eier auf derselben Entwicklungsstufe. Bei dem in Fig. 21 u. 22 dargestellten Ovarium befinden sich z. B. die 27 Eier in den Follikeln auf derselben Stufe der Entwicklung.



Textfig. 7.

Die Nährkerne, die sich um die verschiedenen Eingänge (*l*) zu den Follikeln gruppieren. *nc1*, Kerne, die schon im Zerfall begriffen sind; *nc2*, noch unversehrte Kerne des Keimepithels. 170 : 1.

Diese zahlreichen Eier drängen sich gegenseitig über die ganze Oberfläche des Ovars, wodurch dann auf Schnitten leicht täuschende Bilder entstehen. Über das Ovarium hin verstreichen zahlreiche feine Muskeln. Besonders auf Schnitten fallen sie durch ihre Querstreifung auf (Taf. VIII, Fig. 24).

Am Schluß unsrer Untersuchung über die Anatomie der *Gigantocypris* dürfte es angebracht sein, noch einige allgemeine Bemerkungen über die Lebensweise und die Angaben über die Fangorte anzuschließen. Aus den letzteren kann man leider keinen absolut sicheren Schluß auf die Tiefe ziehen, in denen die gefangenen Tiere lebten, da sämtliche Tiere im offenen Netz erbeutet wurden. Da bisher jedoch die *Gigantocypris* nur in bedeutenden Tiefen angetroffen ist — die Valdivia erbeutete Gigantocypriden nur dann, wenn das Netz mindestens in 2000 m Tiefe hinabgelassen wurde —, so dürfen wir sicherlich die Heimat der *Gigantocypris* in diese großen Tiefen verlegen. Von den von mir untersuchten Tieren wurden drei im Golf von Guinea und ein Exemplar etwa 6° nördlicher auf Stat. 43 gefangen. Diese Gegend scheint also ein bevorzugter Aufenthaltsort der *Gigantocypris* zu sein. Die andern Exemplare erbeutete die Valdivia auf den Stationen 49, 54, 58, 64, 73, 120, 228, also zwischen 14° N. Br. und 42° S. Br. Nach ihrem ganzen Bau müssen wir der *Gigantocypris* ein rein pelagisches Leben zusprechen. Daß sie sich wie andre Ostracoden im Sande eingräbt, erscheint mit Rücksicht auf die zarte Schale ausgeschlossen, wie dies auch schon Müller betont. Fast eine volle Seite widmet dieser Autor der Frage, ob die *Gigantocypris* die Schale zu öffnen vermag. Nach längeren Erörterungen kommt Müller endlich zu dem Schluß: »Unzweifelhaft ist aber der Mechanismus beim Öffnen der Schale ein wesentlich andrer, es können nicht beide Schalenhälften als Ganzes voneinander entfernt, sondern es können nur die Ränder auseinander gebogen werden, während die übrige Schale nur zum kleineren Teil in Mitleidenschaft gezogen wird; das würde ja auch bei der Weichheit und Biegsamkeit der Schale sehr wohl möglich sein. Immerhin scheint ein solches Öffnen den postoralen Gliedmaßen und der Furca nur wenig Spielraum zur Bewegung zu lassen.«

Meine untersuchten Tiere klafften unten genügend weit auseinander, um den Gliedmaßen vollen Spielraum und das Einbringen von Beutetieren in den Schalenraum zu gestatten. Durch die Kontraktion des Schließmuskels würde sich dieser Schlitz schließen und bei dessen Erschlaffung durch die Elastizität der Schalenhälften wieder aufklappen.

Endlich möchten wir noch kurz einige Bemerkungen zu der zweiten von Müller aufgestellten Art von *Gigantocypris* der *G. pellucida* machen. Von dieser Art hatte Müller nur ein noch nicht geschlechtsreifes Männchen. Schale, Gliedmaßen und sonstiger Körperbau sollen dieselben Verhältnisse wie bei *G. Agassizii* zeigen. An unterscheidenden Merkmalen verzeichnet er: »Am Putzfuß war die Zahl der Zähne in der Reihe an der Spitze viel kleiner, sieben anstatt etwa 60. Neben den typischen Borsten existieren solche mit einfachem pinselartigen Ende, letztere sind viel seltener als die erstgenannten.

In der Magenwand fehlen die Muskelfasern, an ihrer Stelle finden sich nur dünne, anscheinend nicht contractile Fasern, entsprechend ist der Darm an konserviertem Material nicht kontrahiert; ferner fehlen die zur Leibeswand verlaufenden Bindegewebsfasern.«

Hierzu sei bemerkt, daß der Putzfuß beim jungen Tier nur schwach entwickelt und erst beim geschlechtsreifen Tier seine volle Ausbildung erhält. Da das Müller vorliegende Exemplar nun noch sehr jung war (der Penis war z. B. erst in der Anlage vorhanden), so kann mit Recht der Einwand erhoben werden, daß der Putzfuß wahrscheinlich noch nicht voll entwickelt war. Dies dürfte auf die Ausbildung seiner Zähnchen und Borsten nicht ohne Einfluß gewesen sein. Ferner sollen in der Magenwand die Muskelfasern fehlen und sich nur dünne, nicht contractile Fasern befinden. Dieser Nachweis ist aber bekanntlich sehr schwierig. Wir können uns hier auf mehrere Autoren berufen. Chun sagt z. B. (1896, 3. Kap. S. 90), daß es nicht leicht ist, ohne Beobachtung des lebenden Tieres zu entscheiden, ob derartige Fasern bindegewebiger oder contractiler Natur sind. Ebenso konnte Cunnington (Jena 1902) an der Ringmuskulatur einer von ihm untersuchten Daphnide keine Querstreifung erkennen. Müller dürfte seinen Schluß auch mehr aus dem Umstande gefolgert haben, daß der Darm zufällig nicht kontrahiert war. Jedenfalls können wir diese Fasern als »scharf unterscheidendes Merkmal« nicht gelten lassen. Endlich sollen noch die zur Leibeswand verlaufenden Bindegewebsfasern fehlen. Dies wäre allerdings ein sehr ins Gewicht fallendes Merkmal und verdiente wohl in erster Linie genannt zu werden. Dadurch würde sich die *G. pellucida* aber von sämtlichen Cypridiniden unterscheiden, von denen, soweit bekannt, auch nicht einer einzigen diese Bindegewebsfasern fehlen. Nachdem wir ferner die große Bedeutung dieses Bindegewebes für den Blutkreislauf der *G. Agassizii* kennen gelernt haben, und es endlich unerklärbar bleibt, wie der Mitteldarm in der Leibeshöhle suspendiert ist, fällt es schwer, diesen Mangel des Bindegewebes als tatsächlich bestehend anzunehmen. Ich möchte deshalb auch hier einen Irrtum nicht für ausgeschlossen halten.

Leipzig, im Juli 1908.

Literaturverzeichnis.

1860. W. Baird, Some new species of Cypridina. Proc. Z. Soc. London. Vol. XXVIII. 1860. p. 200.

1860. — Some new spec. of Cypridina. Ann. Mag. Nat. Hist. (3). Vol. VI. 1860. p. 139.

1871. Brady, Review of the Cypridinidae of the European Seas. Proc. Z. Soc. London 1871. p. 289.

1880. — Report on the voyage of H. M. Ship. »Challenger«. Zoology. Vol. I. Part 3. Ostracoda 1880.

1896. C. Chun, Die Nauplien der Lepaden. Bibliotheca Zoologica. Bd. VII. 1896.

— Aus den Tiefen des Weltmeeres. G. Fischer, Jena.

1865. C. Claus, Über die Organisation der Cypridinen. Diese Zeitschrift. Bd. XV. S. 143. 1865.

1873. — Neue Beobachtungen über Cypridinen. Diese Zeitschr. Bd. XXIII. 1873. S. 211.

1874. — Die Gattungen und Arten der Halocypriden. Verh. Z. Bot. Ges. Wien. Bd. XXIV. 1874. S. 175.

1876. — Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

1885. — Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI. 1885. S. 8.

1886. — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. Zool. Inst., Wien. Bd. VI. 1886. S. 267.

1888. — Bemerkungen über marine Ostracoden usw. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VIII. 1888. S. 149.

1890. — Über die Organisation der Cypriden. Anz. Akad. Wien. Jahrg. XXVII. 1890. S. 55.

1891. — Das Medianauge der Crustaceen. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1891. S. 225.

1891. — Über die Gattung Miracia Dana. Ibid. S. 267.

1891. — Die Halocypriden des Atlantischen Ozeans und Mittelmeeres. Wien 1891.

1892. — Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. X. 1892. S. 147.

1895. — Ibid. Bd. XI. 1895. S. 17.

1902. W. A Cunnington, Studien an einer Daphnide Simocephalus sima usw. Inaugural-Dissertation, Jena 1902.

1906. F. Doflein, Über Leuchtorgane der Meerestiere. Sitzungsbericht d. Ges. f. Morphologie und Physiologie in München. 1906.

1887. A. Garbini, Contribucione all' anatomia ed alla istiologia delle Cypridinae. Bull. Soc. Ent. Ital. Vol. XIX. 1887. p. 35.

1895. E. Grube, Bemerkungen über Cypridina und eine neue Art dieser Gattung. Arch. Naturg. Jahrg. XXV. 1895. S. 322.

1879. R. Krieger, Über das Centralnervensystem des Flußkrebses. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. S. 527.

1888. J. Loeb, Die Orientierung der Tiere gegen das Licht. Sitzungsbericht der Würzburger physik.-med. Ges. 1888.

1890. J. Loeb u. Th. T. Groom, Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefwanderungen pelagischer Tiere. Biolog. Centralbl. Bd. X. Nr. 5 und 6. Mai 1890.

1903. W. M. S. Marshall, Entocythere Cambaria nov. gen. et nov. spec. a Parasitic Ostracod. Transactions of the Wisconsin Academy of sciences arts and letters. Vol. XIV. Part. I. 1903.

1870. Fritz Müller, Bemerkungen über Cypridinen. Jena. Zeit. Med.-Naturw. Bd. V. 1870. S. 255.

1880. G. W. Müller, Beitrag z. Kenntnis der Fortpflanzung und der Geschlechtsverhältnisse der Ostracoden. Zeit. Naturw. Halle. Bd. LIII. 1880. S. 221.

1889. — Die Spermatogenese der Ostracoden. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. III. 1889. S. 677.

1894. — Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora d. Golfes von Neapel. Bd. XXI. 1894.

1895. — Reports on the dredging operations of the West Coast of Central America to the Galapagos usw. XIX. Bd. Die Ostracoden 1895. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. Vol. XXVII. Nr. 5.

1908. M. Nowikoff, Über den Bau des Medianauges der Ostracoden. Diese Zeitschr. Bd. XCI. S. 81. 1908.

1906. A. Ramsch, Die weiblichen Geschlechtsorgane von Cypridina mediterranea Costa. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. XVI. 1906. S. 338.

1900. J. Richard, Campagnes scientifiques de S. A. le Prince Albert I. de Monaco. Monaco 1900.

O. G. Sars, On some Freshwater Ostracoda and Copepoda Kristiania.

— Ostracoda mediterranea. Kristiania.

1902. W. K. Spencer, Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden usw. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. S. 508. 1902.

1902. C. Tönniges, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. S. 328. 1902.

1874. R. v. Willemoes-Suhm, Briefe v. d. Challengerexpedition. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. S. XIII. 1874.

1898. R. Woltereck, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. S. 59. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

ant$_1$, I. Antenne;
ant$_2$, II. Antenne;
*arth.thor.*II, II. thoracale Gliedmaße;
c, Herz
c.g, Ganglienzelle;
c.p, Pigmentzelle;
ch, Sehne;
chaet.sent, Sinnesborste;

cont, Bindegewebe;
cr, Gehirn;
c.s, Blutkörperchen;
duct.ly, Lymphgefäß;
ect, Ectoderm;
ent, Entoderm;
ep.i, Darmepithel;
f, Furca;
g, Ganglion;
g b, Basalganglion;
g.g, Genitalganglion;
gl, Drüsenzellen;
g.oc, Augenganglion;
g.sy, Ganglion des sympathischen Nervensystems;
i, Darm;
lam.ex, äußere Lamelle;
lam.int, innere Lamelle;
l.b, Unterlippe;
li, Saum;
l.s, Oberlippe;
m, Muskel;
mar, Rand;
mar.int, Innenrand;
mbr.bas, Basalglied;
md, Mandibel;
m.r, Schließmuskel;
mx_1, I. Maxille;
mx_2, II. Maxille;
n, Nerv;
nc, Kern;
n.sy, Nervus symp.;
oc, paariges Auge;
oc.m, Medianauge;
od, Oviduct;
oe, Oesophagus;
or.ov, ovale Öffnung;
or.rost, Rostralöffnung;
ost, Ostium;
ov, Ovarium;
p, Ausfuhröffnung;
pe, Penis;
pd, Putzfuß;
pl.f, Furcalfeld;
pr, Zapfen;
ram.int, Innenast;
sc, Secret;
sp, Zwischenraum;
t, Hoden;
tu, Kauplatte;
v, Vas deferens.

Tafel VII.

Fig. 1. *Gigantocypris Agassizii* (Müller) ♂. 7 : 1. Die linke Schalenhälfte ist entfernt.

Fig. 2. Zweite Antenne eines jungen Männchens. 12 : 1. *ram.int,* Innenast mit langer Geißel.

Fig. 3. Oesophagus mit der mächtig entwickelten Oberlippe. 22 : 1. *p,* die auf dem Kamm der Oberlippe gelegenen Ausfuhröffnungen der Drüsen.

Fig. 4. Längsschnitt durch Oberlippe und Oesophagus. 22 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den vorderen Teil der Oberlippe. 70 : 1.

Fig. 6. Darm- und Blutkreislaufsystem. 15 : 1.

Fig. 7. Das Medianauge. 17 : 1 v. jung. Tier. a. Das unpaare ventrale Stück; b. Die paarigen lateralen Stücke; hinter deren birnförmigen Abschnitten die Reflectoren.

Fig. 8. Querschnitt durch den Mitteldarm eines jungen Tieres. Das Darmlumen ist nur schwach sichtbar, da der Darm kontrahiert ist. An die braunen Pigmentzellen schließt sich nach außen das weitmaschige Bindegewebe; in diesem zahlreiche Blutkörperchen (*c.s*). 16 : 1.

Fig. 9. Einige Sehzellen aus dem birnförmigen Abschnitt des Medianauges (vgl. Fig. 13). 230 : 1.

Fig. 10. Ein Seitenauge aus der ectodermalen Umhüllung herauspräpariert.

Etwa 55 : 1 v. jung. Tier. Auf den vier Blasen sind die flachen Sehzellen mit ihren Kernen erkennbar.

Fig. 11. Ein Seitenauge innerhalb der ectodermalen Umhüllung. Etwa 55 : 1.

Fig. 12. Eins der paarigen lateralen Stücke des Medianauges. 33 : 1 v. ausgew. Tier. *1*, der dreieckförmige Abschnitt; *2*, der birnförmige Abschnitt; *nc*, Kerne der Sehzellen.

Fig. 13. Längsschnitt durch den birnförmigen Abschnitt eines lateralen Stückes des Medianauges. 30 : 1. Vorn, wo die Nervenfasern herantreten, liegen die Kerne. Man erkennt angeschnittene Teile der langen und dünnen Sehzellen (vgl. Fig. 9).

Fig. 14. Erste Antenne eines jungen Weibchens. 12 : 1.

Fig. 15. Zweite Maxille von jungem Tier. Etwa 7 : 1. m_1, Hauptmuskel zum Kauabschnitt der zweiten Maxille; m_2, drei Muskelbündel, die die Atemplatte der zweiten Maxille bewegen. Sie setzen sich wie m_1 am Endoskelet fest.

Fig. 16. Schnitt durch die auf dem Kamm der Oberlippe gelegenen Ausfuhröffnungen der Drüsen. 435 : 1.

Tafel VIII.

Fig. 17. Querschnitt durch das Ovarium. *l*, Lumen des Ovariums; *e*, Eingang zum Follikel. 34 : 1.

Fig. 18. Penisanlage. Etwa 50 : 1.

Fig. 19. Junges Ei, das, an der Peripherie angekommen, die Ovarialhaut vor sich herschiebt, wodurch endlich der Follikel gebildet wird. 350 : 1. *ep*, Ovarialhaut; *d*, Dotter; *nc*, Kern mit Nucleolus; nc_1, Nährkerne.

Fig. 20. Hoden und Vas deferens. 22 : 1.

Fig. 21. Das Ovarium mit Oviduct von der dem Darm abgewandten Seite betrachtet. 20 : 1.

Fig. 22. Das Ovarium mit Oviduct von der dem Darm zugewandten Seite betrachtet. 20: 1. *l*, Die Eingangsöffnungen zu den Follikeln; *o*, Oocyten.

Fig. 23. Ein optischer Längsschnitt durch das Nervensystem. Die Bauchkette, die in Wirklichkeit mit den Schlundcommissuren einen stumpfen Winkel bildet (vgl. Fig. 6), ist mit dem Gehirn und den Commissuren in dieselbe Ebene verlegt. 30 : 1. v. jung. Tier.

Fig. 24. Schnitt durch das Keimepithel. 350 : 1. *m*, Muskeln; *nc*, Kerne; *p*, Plasma.

Zur Histologie des centralen Nervensystems der Cephalopoden.

I. Subösophagealganglionmasse von Octopus vulgaris.

Von

Wl. Gariaeff,

Assistent am russischen zoologischen Laboratorium in Villefranche s. m.

Mit Tafel IX und X.

Im Jahre 1906 hatte ich im Compt. rend. Soc. de Biol. T. LXI. Nr. 27 eine vorläufige Mitteilung über den fibrillären Bau der Ganglienzelle des centralen Nervensystems von *Octopus vulgaris* publiziert. Diese Untersuchung wurde in der letzten Zeit von mir erweitert, indem nicht nur der feine Bau der Ganglienzellen des visceralen Ganglions, sondern auch die übrigen Teile der Ganglienmasse, gleichwie die Teilnahme der Gliaelemente in den oben erwähnten Ganglien, in sie eingeschlossen worden sind. In der nun vorliegenden Arbeit bemühe ich mich das Verhalten des Subösophagealganglions, oder, was richtiger ist, der Subösophagealganglionmasse darzustellen.

Wenn man das Sezieren des Tieres von der Bauchseite anfängt, so trifft man, nachdem man die Muskulatur des Trichters entfernt hat, einen Knorpel, welcher die ganze Nebenösophagealmasse umgibt; man erhält sozusagen eine Knorpelschachtel, in welcher bei den Cephalopoden alle typischen Ganglien der übrigen Mollusca eingeschlossen sind.

Dieser Knorpel ist sehr zart und bietet daher beim Sezieren große Schwierigkeiten. Wenn man den Knorpel vorsichtig abgenommen hat, trifft man das sog. Subösophagealganglion oder, richtiger gesagt, die Subösophagealganglienmasse, welche aus zehn einzelnen Ganglien zusammengesetzt ist; nämlich: aus zwei Brachial-, zwei Trichter-, zwei Pleural-, zwei Parietal- und zwei Visceralganglien.

Die Sache ist die, daß bei den Cephalopoden ein starkes Zusammenwachsen der vier typischen Ganglien der Mollusken stattgefunden hat (s. Schema von Lang Fig. I und meine Fig. 1). Das typische

Pedalganglion der Mollusken hat sich bei den meisten Dibranchiaten in zwei geteilt: a. Brachialganglion, welches die Arme innerviert, und b. Trichterganglion, welches den Trichter innerviert. Bei *Octopus* sind die Connective zwischen diesen zwei Ganglien gar nicht bemerkbar, bei *Sepia* aber, bei *Loligo, Sepiola, Ommastrephes* sind diese Connective ziemlich stark entwickelt. Die typischen Pedal-Pleural- und Pedal-Parietal-Visceralconnective sind verschwunden, und die Pedal-, Pleural-, Parietal- und Visceralganglien sind zusammengeflossen, indem sie die Subösophagealmasse gebildet haben; die Cerebro-pedal- und die Cerebropleuralconnective haben sich stark verkürzt. Es ist selbstverständlich, daß bei einem so starken Zusammenrücken der oben erwähnten Ganglien bei *Octopus* die subösophageale Ganglienmasse beim Bearbeiten einige Bequemlichkeiten bietet, da man zu gleicher Zeit eine ganze Masse Ganglien bearbeiten kann, ohne die Topographie dabei zu stören.

Die Geschichte der histologischen Untersuchung der Ganglienmasse der Cephalopoden ist sehr arm, und deswegen bin ich gezwungen, ohne diese Frage zu berühren, mich zu der Besprechung der Literatur, in welcher die andern Mollusken berührt werden, teils aber auch direkt zu meinen eignen Erforschungen zu wenden. Dagegen ist für das optische Ganglion auf einige Arbeiten hinzuweisen; z. B. die Arbeiten von Kopsch (12), Lenhossék (36) und andre; diese berühren aber die von mir untersuchte Frage gar nicht, und zweitens beschränken sie sich auf das optische Ganglion. Die Zellen des optischen Ganglions sind äußerst klein, und deswegen unbequem zur Untersuchung ihres fibrillären Baues. Über das optische Ganglion sage ich später ein paar Worte, nämlich über die Myelinverteilung an den außercellularen Fibrillen. Dieses Ganglion wurde, wie alle andern, unsrer Untersuchung unterworfen, aber seine Beschreibung verschieben wir auf das nächste Kapitel. Wenn wir alle physiologischen Arbeiten beiseite lassen, so bleiben uns nur die Arbeiten von Owsjanikoff und Kowalewsky (20). Diese Arbeiten aber gehören weit zurückliegenden Zeiten an, und, abgesehen von all' ihrem Wert, verlieren sie, dank der sich stark entwickelnden Technik, ihre Bedeutung als histologische Arbeiten und bleiben nur historisch wertvoll.

Es ist selbstverständlich, daß es mir gelingen würde leichter und voller die von mir berührte Frage zu beleuchten, wenn auch nur irgendwelche Literatur existieren würde; da aber eine solche nicht vorhanden ist, so gehe ich gleich zur Auseinandersetzung der von mir erhaltenen Tatsachen über, mit voller Erkenntnis, daß ich vom histologischen

Standpunkte aus nur einen kleinen Teil geleistet habe und die ausführlichere Untersuchung eine Aufgabe der Zukunft ist.

Untersuchungsmethoden.

Die Methoden, die ich zur Untersuchung der Ganglienmasse von *Octopus vulgaris* angewandt habe, zerfallen in zwei Gruppen: I. Methoden für allgemeine Zwecke. II. Speziell fibrilläre Methoden.

Von den allgemeinen Methoden wurden folgende erprobt: Sublimat, Alkohol, Flemming, Hermann, die Flüssigkeit von Rabl. Die besten Resultate wurden durch die Hermannsche Flüssigkeit erhalten. Man muß ja gestehen, daß die darauf folgende Färbung viel zu wünschen übrig läßt, aber das Eisenhämatoxylin von Heidenhain ergibt auch hier dieselben ausgezeichneten Resultate.

Von den Färbungsmitteln brauchte ich Hämalaun von Paul Mayer, Eosin, als ergänzende Farbe, Fuchsin S, Orange G und Eisenhämatoxylin. Die Sublimatpräparate geben kein richtiges Bild. Erstens schrumpft das Zellplasma stark, zweitens trennt sich der Kern fast immer vom Plasma, die Hauptsache ist aber die, daß es fast ganz unmöglich ist, die normalen Grenzen der Zellen zu bestimmen. Die Flüssigkeit von Rabl scheint auch ganz unbefriedigend für die Ganglien der Cephalopoden zu sein. Beim Fixieren mit dieser Flüssigkeit tritt dasselbe Zusammenschrumpfen ein, welches beim Fixieren mit Sublimat auftritt. Formol ruft eine starke Vacuolisierung des Plasmas hervor. (Dasselbe beobachtete auch Merton [17] bei *Tethys.*) Formol, wie auch Alc. abs. gebrauchte ich nur bei speziellen Methoden, wo es die technischen Bedingungen verlangten. Beim Fixieren mit Hermann und Flemming wird immer eine bestimmte Maximalzone beobachtet. Gewöhnlich ist die äußerste Schicht zu stark fixiert. Das Osmium fällt stark aus und das histologische Bild wird unbefriedigend. Nach der zu stark fixierten äußersten Schicht tritt die zweite, maximale (beste) Zone auf, wo die Zellen ihren ganz normalen Bau und Aussehen behalten; es wird keine Schrumpfung beobachtet; der Kern trennt sich nicht ab. Der innere Teil des Ganglions endlich fixiert sich am schlechtesten. Hier kann man oft Maceration beobachten, da das Osmium sehr schlecht in die Gewebe eindringt. Um ein normales Bild der Zellen des Trichterganglions zu erhalten, mußte ich das Ganglion vor dem Fixieren zur Hälfte durchschneiden.

Was die speziellen Methoden anbetrifft, so wurden von mir folgende Methoden angewandt: Ramón y Cajal, Borschert, Bielschowsky, Maresch, Wolff, Joris, Nabias, Bethe und Apáthy.

Die letzten drei Methoden haben gar keine Resultate gegeben, die übrigen haben sich für das Studium meines Objektes als anwendbar erwiesen. Ferner habe ich zur Methode von RAMÓN Y CAJAL die Einwirkung von Radium hinzugefügt, und das Resultat erschien als ein sehr gutes. Mit Hilfe dieser Methode gelang es mir, ein Bild zu gewinnen, welches ich später durch eine andre Methode kontrolliert habe.

Mein Verfahren war folgendes: Das Visceralganglion eines eben chloroformierten Tieres legte ich in Formol + Ammoniak für 24 Stunden. Nachher Thermostat bis 38° C, Silbernitrat 3%ig. Die Schale wird mit einer Glasplatte bedeckt, und auf die Glasplatte wird eine Röhre mit Radium gelegt. Das Objekt wird für 3 Tage im Thermostat belassen; nach diesem folgt die gewöhnliche Behandlung mit Pyrogallsäure. Mit andern Worten, es bleibt im übrigen die Methode von RAMÓN Y CAJAL unverändert. — Die Methode von BIELSCHOWSKY aber mußte einer kleinen Modifikation unterworfen werden, die die Idee des Autors aber ganz unverändert läßt. Die Sache ist die, daß das nervöse Gewebe der Cephalopoden sehr zart ist und bei der gewöhnlichen Behandlung mit der Methode von BIELSCHOWSKY große Risse entstehen, die Zelle wird deformiert, und man ist, was selbstverständlich, oft gezwungen sich die Frage zu stellen, ob diese oder jene Erscheinung nicht bloß ein Kunstprodukt ist. Um die Deformation der Zellen zu vermeiden, mußte ich meine Aufmerksamkeit darauf richten, in welchem Moment die Gewebe am meisten schrumpfen, und es erwies sich, daß dieser Moment bei der Reduktion des Silberammoniakalbades durch Formol auftritt. Die Reduktionsflüssigkeit wurde von mir zuerst vom 10%igen bis zu 1%igen Formol hinabgesetzt und später, dem Rate meines Lehrers Dr. BÖHMS folgend, durch 10%igen Traubenzucker ersetzt. In letzterem Falle tritt die Reduktion so langsam ein, daß kein Zerreißen der Gewebe zu bemerken ist und die Zelle ihr normales Aussehen behält. Die Methode von BIELSCHOWSKY wurde von mir auch in der Modifikation von MARESCH für die Gliaelemente angewandt und gab außerordentlich gute Resultate. Es ist zu bemerken, daß auch hier kleine teilweise Veränderungen eingeführt werden mußten, um der Geschwindigkeit der Reaktion vorzubeugen. Die Methode von MARESCH erweist sich als ausgezeichnet nicht nur bei Behandlung des Nervensystems, sondern auch andrer Gewebe von Cephalopoden. So z. B. gibt die Leber der Cephalopoden, nach der Methode von MARESCH bearbeitet, außerordentlich interessante Bilder des Bindegewebes. Ich werde später die so von mir bei der Untersuchung der Leber von *Octopus vulgaris* gewonnenen Resultate publizieren.

Die Methode von Wolff hat den Vorzug, daß sie die Bearbeitung ganzer Serien ermöglicht; die fibrillären Bilder stehen aber denen der Methode von Bielschowsky nach.

Ich muß hier noch eine Methode berücksichtigen, die von mir erprobt worden ist — das ist die Methode von Joris. Die Fibrillen, die nach Joris bearbeitet worden sind, ergeben ein wunderbar zartes Bild. Sie sind so fein, daß man sie nur mit Immersion und dem Ocular 8 betrachten kann. Das hängt davon ab, daß die Methode von Joris keine präcipitierende ist und also die fibrillären Fasern in ihrem Volumen nicht größer werden — was eigentlich der Fehler aller Silbermethoden ist. Die Methode von Joris ist nicht nur deswegen wichtig, daß sie neurofibrilläre Bilder gibt, sondern auch deswegen, daß sie gleichzeitig auch die Nissl-Körperchen färbt.

Die Nervenzellen.

Wie ich schon oben erwähnt, muß ich die historische Übersicht über die Untersuchung der Ganglienzellen der Cephalopoden beiseite lassen, aus dem einfachen Grunde, daß sie fast gar keine Geschichte haben; die Mollusken sind ja überhaupt ziemlich wenig studiert worden. Fast alle Arbeiten konzentrieren sich auf die Untersuchungen an *Helix*, *Arion*, *Limax* und in der letzten Zeit *Tethys leporina*.

Danach ist man gezwungen, sich bei der Untersuchung der Cephalopoden vor allem an diese Arbeiten zu wenden.

Die Nervenzellen von *Octopus vulgaris* tragen den typischen Charakter der Nervenzellen der Evertebraten; d. h. sie sind fast alle unipolar. Sie sind alle an der Peripherie des Ganglions in der Weise verteilt, daß der Zellkörper nach außen gelegen ist und der Neurit ins Innere verläuft, in die Punktsubstanz eindringt und sich dort verliert, um später einen Anteil beim Aufbau der Nervenfasern zu nehmen (s. Fig. 19).

Ganz dasselbe sehen wir auch bei *Tethys leporina*. H. Merton (17, S. 331) sagt nämlich: »Die Ganglienzellen des Centralnervensystems von *Tethys* sind fast ausschließlich unipolar. . . . Alle diese Zellen sind so orientiert, daß der Zellleib nach außen liegt und sich gegen die centrale Fasernmasse des Gehirns verjüngt, um in den Nervenfaserfortsatz überzugehen, welcher centralwärts zieht und sich hier meistenteils in mehrere Fasern auflöst, die sich auf Schnitten selten auf eine längere Strecke verfolgen lassen.« Mir gelang es auch oftmals, auf meinen Schnitten den Achsenfortsatz bis zu seiner Verästelung zu verfolgen. Wie die peripherische Schicht der Zelle, so hat auch der Fortsatz selbst, wie bei *Octopus*, so auch bei *Tethys*, bei kleinen Vergrößerungen ein homogenes helleres Aussehen als der centrale Teil des Protoplasmas (Fig. 3). Merton (17) sagt: »der Nervenfortsatz zeigt ein hyalines Aussehen und ist für Farbstoffe wenig empfänglich.« . . . Bei starker Vergrößerung aber läßt der Achsenfortsatz nach Merton »eine feine Längsstreifung erkennen« (vgl. Fig. 3, 4, 5). Es ist nicht schwer, im voraus zu erraten, daß Merton diese Erscheinung für ein Kunstprodukt hält, d. h. für einen optischen Effekt der Wabenstruktur des Plasmas. Er sagt nämlich (S. 332): »Für die Auffassung, daß der längsfaserigen Struktur des Nervenfortsatzes ein langgezogenes Wabenwerk zugrunde liegt, sprechen folgende Tatsachen: Die Randzone der Ganglienzellen besteht aus genau demselben hyalin aussehenden und schwer färbbaren Plasma, aus welchem sich auch der Nervenfortsatz zusammensetzt. Beide gehen ja auch ununterbrochen ineinander über. . . . Da der Übergang des wabigen Plasmas in das längsfaserige sich ganz allmählich vollzieht und da im ersteren keine Fibrillen aufzufinden sind, so scheint es sicher, daß wenigstens die längsfibrilläre Struktur in dem Nervenfortsatz, die ich beobachtet habe, den sichtbaren Teil eines langgezogenen Wabenwerkes darstellt.« . . .

Jeder, der sich mit dem Studium des Nervensystems beschäftigt hat und Nervenfibrillen, wie auch Gliabildungen, welche der Zelle, wie auch allen ihren Derivaten folgen, gesehen hat, kann die Fibrillen der Wabenstruktur und des Protoplasmas und die eigentlichen morphologischen Elemente der Zelle, d. h. die Nervenfibrillen oder sogar die Gliaelemente, nicht verwechseln. Es ist wahr, daß Merton doch die Existenz irgendwelcher Elemente zuläßt, die er als »als Neurofibrillen gedeutete Elemente« nennt.

Ich kehre zu dieser Frage später nochmals zurück, jetzt aber will ich die Aufmerksamkeit des Lesers dahin lenken, daß man ein mehr oder weniger analoges Bild auch bei den Ganglien der Cephalopoden erhält, sowohl bei Behandlung mit speziellen Methoden, wie mit Methoden für allgemeine Zwecke. Wenn der Leser die Fig. 3, 4 mit Fig. 5 vergleicht, welch letztere ich mit Hilfe spezieller Methode gewonnen habe, so erhält er eine klare Vorstellung, daß die einen wie die andern Elemente eines Charakters sind. Der Neurit hat hier wie dort das Aussehen einer helleren, hyalinen Substanz, als das Plasma der Zelle. Bei starker Vergrößerung scheint es, als ob er nur aus der perifibrillären Substanz, die ganz durchsichtig ist und keiner Färbung unterliegt, und sehr zarten Fibrillen besteht.

Dieselbe Substanz, welche wir im Neurit beobachten, treffen wir auch auf der Peripherie der Ganglienzellen. Daraus folgt, daß die Ganglienzelle aus zwei Schichten zusammengesetzt ist, aus einer äußeren und einer inneren, welche ihrer Struktur nach scharf voneinander abweichen. Die äußere Schicht werden wir Exoplasma oder Hyaloplasma, die innere Endoplasma nennen.

Das Endoplasma wird durch ein mehr oder weniger grobkörniges Aussehen charakterisiert und enthält eine sehr große Quantität Chromophilsubstanz; färbt sich deswegen sehr scharf mit allen basischen Färbungsmitteln.

Das Exoplasma im Gegenteil hat das Aussehen einer strukturlosen, durchsichtigen Masse — Flüssigkeit —, welche das Endoplasma umgibt, in die Saftkanälchen der Zelle eintritt und alle Hohlräume der Gliaelemente erfüllt, welche die Zellen umgeben; es ist eigentlich richtiger, zu sagen, daß die Gliaelemente in das Exoplasma eintreten.

Daß das Plasma der Nervenzellen hoch differenziert ist bei vielen Tieren, wurde schon längst von vielen Autoren bewiesen, und unter andern sagt Rhode (24, S. 698): »Der Ganglienzelleib besteht aus einer schwer färbbaren Grundsubstanz, die sich aus einem, auf Schnitten feinkörnig-fibrillär erscheinenden Spongioplasma und einer homogenen Masse, dem Hyaloplasma, aufbaut. . . . Außer dieser feinkörnig fibrillären hyaloplasmahaltigen Grundsubstanz existiert noch eine zweite Substanz, welche sich auf Schnitten in der Form von groben, intensiv sich färbenden, stark lichtbrechenden Fäden und Körnchen präsentiert.« Auf S. 700 derselben Arbeit fährt Rhode fort: »Bei vielen Ganglienzellen sowohl der Wirbellosen, als auch der Wirbeltiere, bleibt die Grundsubstanz in einer oft ziemlich breiten Randzone frei von dem groben, gefärbten Spongioplasma bzw. den Schollen, welche nur die Innenpartie der Zellen erfüllen, so daß die Ganglienzellen dann ähnlich wie die Amöben gebaut sind, insofern sie ein Exoplasma von hellem Aussehen und ein dunkler erscheinendes, durch das Vorkommen von groben, stark färbbaren Körnchen oder Fibrillen charakterisiertes Endoplasma unterscheiden lassen.«

Dieselbe Differenzierung beobachtet Merton bei *Tethys*. »Das feinwabige bzw. längsfaserige Protoplasma der Ganglienzellen will ich . . . . mit Exoplasma bezeichnen. Von diesem unterscheidet sich das Endoplasma dadurch, daß es zahlreiche chromophile Einlagerungen enthält.«

Was die andern Forscher der Mollusken anbetrifft, so weisen diese nicht auf eine ähnliche Differenzierung des Plasmas hin. Pflücke (21) sagt einfach, daß das ganze Plasma der Zellen bei Gastropoden ein ganz homogenes Aussehen hat; die Körnchen des Plasmas liegen so nahe aneinander, daß sie den feineren Bau fast unmöglich erkennen lassen. Nichtsdestoweniger bemerkt Pflücke aber, daß der Achsenfortsatz immer viel heller gefärbt erscheint. Es ist selbstverständlich, daß wie Pflücke ebenso auch Clure (3), welcher auch über das Ganglion der Gastropoden geschrieben hat und ebenso wie der erstgenannte Autor von der Differenzierung des Plasmas nur nach dem Austritt des Neurits spricht, diese Differenzierung auf der Zelle, dank der damaligen mangelhaften technischen Methoden, nicht erzielen konnte. Es ist unzweifelhaft, daß diese Differenzierung bei den Gastropoden existiert; wir treffen sie auch bei den Cephalopoden. Sie tritt also als charakteristisches Merkmal der Nervenzellen der Mollusken auf. Meiner Ansicht nach hat diese Plasmadifferenzierung eine sehr große physiologische Bedeutung. Bei den Cephalopoden erreicht diese Plasmadifferenzierung oft ganz auffallend große Dimensionen. Die Chromophilsubstanz des Endoplasmas nimmt oft $^2/_3$ der ganzen Zelle, oder sogar noch mehr ein.

Es ist interessant, zu bemerken, daß das Verhältnis des Endo- und Exoplasmas in den kleinen und großen Zellen von *Octopus vulgaris* sehr verschieden sein kann. Manchmal kommt es vor (s. Fig. 4), daß die kleinen Zellen fast nur aus Endoplasma bestehen, wobei die nebenan liegenden großen Zellen im Gegenteil zu $^1/_3$, wenn nicht zur Hälfte, aus Exoplasma bestehen. Es sieht oft aus, als ob das Exoplasma in das Endoplasma eintritt (Fig. 3); in diesem Fall erscheint die Zelle an Chromophilsubstanz ärmer, und im Endoplasma treten helle Exoplasmafelder auf. Mir scheint es, daß solche Erscheinungen am richtigsten durch physiologische Prozesse in der Zelle erklärt werden können.

Es ist möglich, daß das Exoplasma als perifibrilläre Substanz zu deuten ist, als jene Substanz, welche bis jetzt um die Hauptrolle als leitende Substanz mit den Neurofibrillen kämpft. Nansen (18) glaubt: »daß die weiche homogene Materie (das sog. Hyaloplasma) in den Ganglienzellen, den Nervenfasern und der Punktsubstanz den eigentlich nervösen, leitenden Bestandteil derselben ausmachen, wogegen das ‚Balkenwerk' in den Zellen und die stofflich festeren Streifenzüge in den Nerven mehr zum Gerüstwerk dienen« . . .

Wir werden hier diese Frage nicht berühren, da uns die Entscheidung derselben einstweilen als unmöglich erscheint; in jedem Falle nehme ich an, daß dieser Bestandteil des nervösen Zellorganismus bei den Cephalopoden und Gastropoden sehr scharf abgesondert ist. Er begleitet die fibrillären Elemente bei ihrem Austritt aus dem Zellleib bis zur Punktsubstanz, von dort zieht er wahrscheinlich auch weiter an den Nervenfasern, mit andern Worten, es spielt eben das Exoplasma die Rolle der perifibrillären Substanz. In bestimmten Momenten der Zelltätigkeit kann sie sich an der Peripherie ansammeln; in andern Momenten hingegen kann sie in das Endoplasma eintreten; sie vermischt sich sozusagen mit dem Endoplasma, verdünnt dieses. Das ist auch der Grund, weshalb wir in den helleren Feldern einiger Zellen Chromophileinschlüsse treffen. HOLMGREN (9) nennt wahrscheinlich eben dieses Exoplasma Lymphflüssigkeit (s. S. 123). Er schreibt nämlich, daß an verschiedenen Stellen der Ganglienzellenperipherie in die Zelle »hellere Fortsätze« eintreten, welche wahrscheinlich nichts andres als Lymphe sind. Die »Fortsätze« setzen sich in der Zelle in den Kanälchen fort. Je nachdem wie die Kanäle mit der Lymphe angefüllt werden, erscheinen sie mehr oder minder durchsichtig und erweitert. Besonders breit und groß erscheinen die Kanälchen im Exoplasma. Nach meinen Untersuchungen gelang es mir nicht, das Exo- und Endoplasma bei *Octopus vulgaris* im Sinne von HOLMGREN zu unterscheiden, und ich nenne Exoplasma das, was er augenscheinlich als Lymphe bezeichnet. Die Chromophilkörnchen sind bei *Octopus vulgaris* fast immer gleich groß. Auf einigen Präparaten kann man wohl eine dichtere Lage der Chromophilkörnchen ab und zu bemerken, weshalb sie selbst auch größer erscheinen. Bei starker Vergrößerung aber sieht man die Anordnung dieser Körnchen sehr deutlich, und man merkt sogleich, daß dieselben in kleinere Körnchen zerfallen, welche denjenigen gleichen, welche überall im Endoplasma verteilt sind.

Es ist klar, daß die Ansammlung der Chromophilkörnchen entweder durch einen physiologischen Prozeß, der im Moment der Fixierung vor sich ging, oder durch das Reaktiv hervorgerufen wurde.

Wenn man die Fig. 3, 4, 8 und 9 betrachtet, so kann man Chromophilkörnchen fast gleicher Größe bemerken. Fig. 5, 10 zeigen uns ziemlich starke, dunkle Schollen, zu welchen feine Fasern herantreten. Meiner Ansicht nach sind diese Schollen nichts andres, als Chromophilansammlungen des Endoplasmas, welche möglicherweise durch die speziellen Methoden hervorgerufen worden sind. Diese Protoplasmaschollen sind wahrscheinlich nichts andres als NISSL-Körperchen. Fig. 5 und 10 sind mit der Methode von JORIS erhalten worden, und zwar mit der Modifikation, welche Salpetersäure enthält. Die Fixierung mit Sublimat gibt viel schlechtere Bilder. Das Sublimat wirkt überhaupt schlecht auf die Nervenzellen der Cephalopoden, was auch von andern Autoren in bezug auf andre Mollusken bemerkt wurde. Noch schärfere Chromophilschollen erhält man mit der Methode von Wolff.

Manchmal haben diese Schollen das Aussehen jener Verdickungen, welche Held als Endknötchen oder Endfüßchen bezeichnet; sie sind aber bei *Octopus* immer in der ganzen Zelle verteilt, die Endfüßchen hingegen sind pericellulärer Bildung. Bei Behandlung mit speziellen Methoden zeichnet sich das Exoplasma, wie schon oben erwähnt wurde, gar nicht aus, und man kann seine Existenz nur durch die Untersuchung des Austritts des Neurits aus der Zelle erraten. Das Endoplasma wird oft von einer Masse Kanälchen durchzogen, die mit Exoplasma erfüllt sind (Saftkanälchen).

Wie das Exoplasma, so enthält auch das Endoplasma oder (wie man das Endoplasma noch nennen kann) Chromoplasma oft sehr viel und sehr große Pigmenteinschlüsse (Fig. 3, 8).

Der Übergang des einen Plasmas in das andre ist ganz unmerkbar. An einigen Stellen (Fig. 9) tritt das Endoplasma in den Neurit in Form kleiner Fortsätze, welche ausschließlich aus Chromophilenkörnchen bestehen. Diese Körnchen werden immer unscheinbarer, bis sie endlich ganz verschwinden.

Im Achsenfortsatz habe ich nie Chromophilkörnchen beobachtet. Manchmal gibt das Endoplasma einen ziemlich großen Fortsatz in den Neurit, aber er wird in seinem Verlauf bald unterbrochen, und auf der übrigen Strecke verläuft der Achsenfortsatz ohne seine Anwesenheit (Fig. 3).

Wie im Exoplasma, so beobachtet man auch im Achsenfortsatz immer, wie schon oben erwähnt, eine Menge fibrillärer Elemente. Manchmal erfüllen diese fibrillären Elemente den ganzen Fortsatz (s. Fig. 3, 5) und alle Zellen (Fig. 11, 12, 6, 7, Nervenfibrillen), manchmal aber ziehen sie an seiner Peripherie hin oder werden nur in den Zellen gefunden (Fig. 4, 9, 13, 14, 15, 16). Manchmal aber umgeben diese fibrillären Elemente die Zelle nur peripherisch, indem sie nur mit dem Plasma der Zelle in Berührung kommen.

Alle diese fibrillären Zellelemente zerfallen in zwei morphologisch verschiedene Gruppen und können selbstverständlich nicht als Kunstprodukte gedeutet werden. Auf ihre Natur kommen wir später zu sprechen. Alles oben erwähnte gilt von den großen Zellen.

Wie gesagt, besitzen die Ganglienzellen von *Octopus* verschiedene Größe. Es genügt, die Fig. 4 zu betrachten. (Diese Zeichnung wurde mit Hilfe eines Zeichenapparates gemacht. Imm. Z. 3,0. Oc. 4. Die Höhe des Zeichentisches war dem Tische des Mikroskops gleich.)

So scharfe Verhältnisse zwischen Endo- und Exoplasma, wie wir sie bei den Zellen *A.* gesehen, sehen wir bei den kleinen Zellen nicht (z. B. Zellen *E.* und *D.*).

Manchmal erfüllt die Chromophilsubstanz die kleinen Zellen ganz und gar, was besonders oft bei den Pleuralganglien beobachtet werden kann. In den mittleren Zellen beobachtete ich manchmal etwas wie einen Übergang der Plasmaschichten, d. h. das Exoplasma trat an die Stelle des Endoplasma im Bezirke des Kernes (Fig. 4 Zelle *B.*, *C.*).

In diesem Falle nähern sich auch die quantitativen Verhältnisse einander. Es ist zu bemerken, daß ich nie einen vollkommenen Übergang der Plasmaschichten beobachtet habe. Die Pigmenteinschlüsse kommen eben so oft und viel wie in den Zellen des großen Typus vor (Fig. 4, Zelle *B.*, *C.*, *K.*). Die fibrilläre Struktur aber wurde in den kleinen und mittleren Zellen nur teilweise beobachtet. Ich beobachtete nämlich nur Fibrillen eines reinen Gliacharakters; es gelang mir aber nie, in den kleinen Zellen rein nervöse Fibrillen aufzufinden.

Ich will daraus in keinem Falle den Schluß ziehen, daß keine nervösen Fibrillen existieren, ich meine nur, daß wohl die Natur dieser Zellen eine andre sein kann, und daß es mir deswegen nicht gelang sie mettre en évidence, wie die Franzosen sagen. Gliaelemente, gleichwie die Saftkanälchen, existieren auch in den kleinen Zellen.

Die Kerne der großen Ganglienzellen sind ziemlich groß, blasig und in der Mehrzahl — rund. Die Kerne der kleinen und mittleren Zellen aber sind etwas länglich. Alle Kerne sind chromatinarm und enthalten einen Nucleolus. Man trifft oft zwei Nucleoli. Es gelang mir sogar einmal drei derselben zu beobachten.

Ich hielt zuerst diesen dritten Nucleolus für einen Pigmenteinschluß, aber die Untersuchung mit starker Vergrößerung hat mir gezeigt, daß auch dieser derselben Natur wie die zwei übrigen Nucleoli ist. Der Nucleolus färbt sich sehr intensiv mit den Kernfarbstoffen, sogar viel stärker als der Nucleus. Er tritt besonders stark hervor beim Färben mit Eisenhämatoxylin und ebenso auch bei den Silbermethoden. Der Kern besitzt ganz entschieden eine Membran, sie ist aber sehr fein und bietet beim Beobachten große Schwierigkeiten. Am leichtesten ist sie zu merken, wenn das Präparat nicht vollkommen gelungen ist, so daß der Kern von dem Protoplasma absteht. — Die Größe des Kernes variiert in den kleinen wie in den großen Zellen oft ziemlich stark. Dabei wird die Zelle und ihr Wachstum, wie es Hertwig an den Eizellen gezeigt hat, von verschiedenen physischen Faktoren, wie: Wärme, Kälte, beeinflußt sein.

Es gelang mir bis jetzt noch nicht, für die Lage der ganz großen Zellen im Ganglion irgendwelche Gesetzmäßigkeit zu erkennen. In der Mehrzahl der Fälle scheinen sie ganz zufällig verteilt zu sein. So sind sie z. B. an der Peripherie der Zellschicht, in der mittleren und auch fast auf der Grenze der fibrillären Schicht selbst anzutreffen.

Sie sind im Cerebralganglion und in dem visceralen, parietalen und pleuralen Bezirke der subösophagealen Masse zu finden. Viel seltener sind sie im Trichterbezirk anzutreffen. Die kleinen Zellen sind zahlreich in der ganzen Zellschicht des Ganglions verteilt und bilden eine besonders kompakte Schicht an der Peripherie des Ganglions.

Im Cerebralganglion (von ihm wird im nächsten Teile der Arbeit die Rede sein) ist diese Sorte von Zellen manchmal auffallend klein und nimmt immer eine bestimmte topographische Lage ein.

Sehr klein sind die Zellen auch im optischen Ganglion. Man trifft dort nicht nur niemals Zellen vom Typus *A* (Fig. 4), sondern die Zellen *E* erscheinen für diesen als Riesen.

Es ist interessant zu bemerken, daß im Bezirk des Pleuralganglions die mittleren Zellen besonders in Form von Pföstchen gelagert sind, wobei der Austritt des Achsencylinders immer nach einer Seite gerichtet ist.

Gliagewebe.

Alle Ganglienzellen von *Octopus vulgaris* sind unabhängig von ihrer Größe von einem Geflecht des Gliagewebes umgeben. Diese Erscheinung ist für alle Gastropoden sehr charakteristisch, und viele Autoren haben dieses Hüllgewebe studiert.

Besonders groß sind auf diesem Gebiete die Leistungen von HOLMGREN, HELD, ROHDE u. a.

Daß das Gliagewebe nicht nur die einzelnen Zellen umgibt, sondern auch in dieselben hineintritt, wurde zuerst von LEYDIG (15) gezeigt. Er nahm an, daß zwischen dem Plasma der Ganglienzellen und demjenigen der Gliazelle ein unmittelbarer Zusammenhang existiert.

»In den Hohlraum nämlich, der zwischen dem Ganglionkörper und der Wand entsteht, spannen sich Fäden hin, durch welche sich das Protoplasma der Matrixzellen, genauer deren Spongioplasma, mit dem Schwammwerke der Ganglienzellen verbindet.«

Als Nachfolger von LEYDIG tritt ROHDE auf. In einer ganzen Reihe von Arbeiten bemüht er sich das Verhältnis der Neuroglia zur

Ganglienzelle der Wirbellosen aufzuklären. Er schreibt nämlich (25) S. 425: »Durch die Untersuchung des Nervensystems der Hirudineen überzeugte ich mich ... von der Richtigkeit der von LEYDIG ausgesprochenen Ansicht. Ich äußerte mich hierüber: ‚Aber nicht nur die Umhüllung gibt das Stützgewebe (Neuroglia) für die Ganglienzelle ab, sondern seine Fäserchen dringen auch in das Innere derselben ein, indem sie schief oder quer den Rand durchsetzen und unterschiedslos in ihre Fibrillen übergehen. Dieser Übergang des Stützgewebes in die Fibrillen der Ganglienzelle ist nur dann zu verstehen, wenn man annimmt, daß, wie in den Nerven, Commissuren und Ganglien die Centralfäserchen, so auch in den Ganglienzellen das Spongioplasma nicht das eigentliche Nervöse ist, sondern nur ein Stützgerüst darstellt. Ganz ähnliche Verhältnisse fand ich bei den Nematoden' ... und weiter ... ‚Einen ungleich ausgebildeteren und noch deutlicheren Zusammenhang als ich bei Chätopoden und Hirudineen beschrieben habe, lernte ich zwischen Ganglienzellspongioplasma und Neuroglia bei höheren Tieren, besonders bei Gastropoden' ...«

Bei den letzteren besteht die Neuroglia aus sich in verschiedener Richtung verflechtenden ziemlich groben Fibrillen und aus ausgedehnten Kernen. Der Leib der Gliazelle ist ganz und gar unbemerkbar. ROHDE teilte diese Beoachtungen im Jahre 1893 mit; in den letzten 15 Jahren haben sich aber unsre Kenntnisse auf dem Gebiete der Erforschung der Verhältnisse zwischen dem Gliagewebe und dem Protoplasma der Ganglienzelle sehr erweitert, besonders durch die Arbeiten von HOLMGREN.

Ich werde mich bei diesen Arbeiten nicht weiter aufhalten, da keine von ihnen die Frage für die Cephalopoden berührt; werde nur jene Stellen anführen, welche in irgendwelcher Weise im Verhältnis zum Molluskentypus stehen. Ich halte das deswegen für nötig, weil, wie wir später sehen werden, das Verhältnis des Gliagewebes zu den Ganglien von *Octopus vulgaris* sehr viel Gemeinschaftliches, für alle Mollusken überhaupt Typisches enthält.

Die höhere Organisation der Cephalopoden läßt sich nur an dem fibrillären Bau der Ganglienzelle erkennen, was ich schon vor 2 Jahren erwähnt habe und wovon die Rede später sein wird. Was aber die Gliaelemente anbetrifft, so finden wir hier eine auffallende Analogie mit deren Verhalten bei den Gastropoden. HOLMGREN, der das Verhältnis der Gliaelemente zu den nervösen sehr ausführlich bei *Helix pomatia* studiert hat, sagt (8, S. 293) am Ende des Kapitels folgendes: »Meine Ergebnisse von *Helix* können folgendermaßen zusammengestellt werden:

1) Die Nervenzellen von *Helix* werden mehr oder weniger reichlich von Fortsätzen des zunächst befindlichen Gliagewebes durchbohrt. 2) Diese Fortsätze können entweder als direkte Ausläufer multipolar gestalteter Gliazellen, oder als fädige oder blättrige Differenzierungen solcher Zellen auftreten.« . . .

Vor ganz kurzer Zeit wurden diese Ergebnisse Holmgrens für einen andern Gastropoden, nämlich für *Tethys leporina*, durch Merton bestätigt. Auf S. 350 sagt er folgendes: »Auch bei *Tethys* findet man in den kleinen Zellen höchstens nur in der Region des Conus Bestandteile des Hüllgewebes; bei mittelgroßen Zellen sind sie an dieser Stelle fast immer vorhanden, und in dem Hüllgewebe sind zahlreiche Hohlräume, die, wie oben beschrieben, mit dem pericellularen Raum kommunizieren; an der Peripherie des Zellcibes sieht man Hüllfasern und membranöse Differenzierungsprodukte der Hüllzellen in die Ganglienzellen eindringen. Wir sehen also auf diese Weise, daß wie die alten ebenso auch die neuen Arbeiten, welche das Nervensystem der Mollusken behandeln und den Anteil der Glia im Aufbau des Nervensystems beweisen, es anerkennen, daß die Ganglienzellen der Mollusken von allen Seiten vom Hüllgewebe umgeben sind. Die Fasern dieses Gewebes bilden eine dichte Gewebsverflechtung; die feinen Verästelungen der Gliafasern treten (wie wir es später sehen werden) in das Endoplasma ein, und oftmals sind sogar ganze Gliazellen von einer Endoplasmaschicht umgeben.

Meine persönlichen Erfahrungen über die Ganglien von *Octopus vulgaris* stimmen zum größten Teil mit den oben genannten Tatsachen überein. Alle Ganglienzellen von *Octopus vulgaris* werden von einer ziemlich dicken Schicht des Gliagewebes umgeben (s. Fig. 3, 4, 8, 9), richtiger gesagt, der Gliafasern, zwischen welchen man oft Gliakerne trifft. Es ist mir nicht gelungen Protoplasma um diese Kerne zu finden. Diese Fasern können sehr fein sein; manchmal vereinigen sie sich zu ziemlich dicken Balken und umgrenzen die ganze Zelle. Ihre feineren Ästchen verästeln sich stark im Exoplasma, welches alle durch die Gliafasern gebildeten Hohlräume (Fig. 3, 4) ausfüllt. Da das Exoplasma fast gar keine Farbstoffe aufnimmt, so erhält man bei den Zellen, bei denen das Exoplasma gut differenziert und das Hüllgewebe gut entwickelt ist, den Eindruck, als ob die Zelle nur aus dem Endoplasma, welches von Chromophilkörnchen erfüllt und von einem dicken Geflecht von Hüllgewebsfasern umgeben ist, besteht.

Es ist aber eigentlich nicht ganz so, weil die Mehrzahl dieser feineren Fasern im Exoplasma selbst liegt, welches auf diese Weise auch alle

Hohlräume zwischen ihnen ausfüllt. Ich glaube, man könnte diesen Bau mit dem Bau einiger Radiolarien vergleichen, wo die Centralkapsel dem Endoplasma und das Exoplasma der Extracapsulärsubstanz entsprechen würden; die Fasern des Hüllgewebes endlich würden dann dem Skelet der Radiolarien entsprechen. Die Fasern der Glia ziehen nur bis zum Endoplasma hin, hier werden sie sehr fein und treten manchmal in die Saftkanälchen, von welchen später die Rede sein wird, ein. Ich muß dieses »manchmal« hinzufügen, da mir in den meisten Fällen die Beobachtung gleicher Erscheinungen nicht gelingen wollte (Fig. 4, Zelle *B.*, Fig. 8, *A.*, *B.*). Die Fasern, welche an der Peripherie der Zelle gelegen sind, sind viel gröber als diejenigen, die mehr centralwärts im Exoplasma liegen; aber wie die einen, so stark verästeln sich auch die andern, und gehen von einer Zelle auf die andre über, ein vollkommenes Geflecht, in welchem ziemlich dicht liegende Ganglienzellen verteilt sind, bildend. Derartige Fasern werden an der Peripherie der Zelle durch das Fixieren der Gewebe mit HERMANNscher oder FLEMMINGscher Flüssigkeit und beim Färben mit Eisenhämatoxylin ganz scharf ausgeprägt.

Ein etwas andres Bild erhält man durch die Behandlung der Präparate nach der Methode von BIELSCHOWSKY oder WOLFF. Erstens wird durch diese Methoden das Exoplasma nie ausgeprägt; dank dieser Erscheinung erhält man um das tiefgefärbte Endoplasma Glianetze mit sehr großen, dem Aussehen nach leeren, im Grunde aber mit dem ungefärbten Exoplasma erfüllten Hohlräume, zweitens, was viel seltener ist, erhält man auch manchmal im Endoplasma bald gröbere, bald zartere, sehr scharf gefärbte Netze. Es ist selbstverständlich, daß all' diese Fasern denselben Gliacharakter haben (Fig. 13). (Auf Fig. 13 kann man auf der Zelle *B.* unter anderm sehr deutlich die Grenzen des Saftkanälchens unterscheiden.) Ich nehme an, daß die endoplasmatischen Glianetze nichts andres als die gefärbten feinen Fortsätze des Hüllgewebes, die in die sog. Saftkanälchen eintreten, sind. Infolge irgendwelcher physiologischer Vorgänge, wie ich vermute, fallen diese Kanälchen manchmal zusammen, und ihre Lichtung scheint ganz verschwunden zu sein. Hierin glaube ich auch den Grund zu finden, weshalb bei der Behandlung nach der Methode von BIELSCHOWSKY die Glianetze in den Zellen nur dann auftreten, wenn die Kanälchen augenscheinlich nicht vorhanden sind, und umgekehrt — wenn Kanälchen vorhanden waren, gelang es mir nie, Glianetze in der Zelle aufzufinden. Es wird ganz klar, wenn man sich ein zusammengefallenes Kanälchen vorstellt, dessen Wände ziemlich dicht aneinander schließen. Dank dem ausgefallenen Silber auf den Gliafäden, die den Wänden des Kanals entlang verlaufen (wenn HOLMGREN recht hat), müssen diese Wände zweifellos dicker werden und jede Möglichkeit einer Lichtung vernichten, und wir erhalten dann anstatt eines Kanalsystems ein Netzsystem. Abhängig davon, wie stark diese Kanälchen in der Zelle ausgebildet waren, wird auch das Netz gröber oder zarter erscheinen. So z. B. wurde die Fig. 13, 14, 15, 16 von ein und demselben Präparat gemacht und, wie man sieht, ist die Dichte dieser Netze ziemlich verschieden. Bei der Behandlung nach der Methode von BIELSCHOWSKY können die genannten Kanäle viel rascher zusammenfallen, als bei den andern Methoden, was dem Gefrieren zu verdanken ist. Die Saftkanälchen sind ja vom Hyaloplasma erfüllt, welches eine flüssige, an Wasser reiche Substanz darstellt. Den Kanälchen entlang ziehen (wie HOLMGREN behauptet) feine Gliafasern. Beim Gefrieren fangen die Kanälchen an zusammenzufallen und stoßen das Exoplasma über die Grenzen des Endoplasmas heraus. Wenn es aus den Kanälen einen ganz freien Austritt hat, so fallen dieselben ganz und gar zusammen, und um das Endoplasma erhalten wir dann starke Risse; wenn aber dieser Austritt nicht ganz frei ist und durch etwas erschwert wird — fallen die Kanälchen nicht nur zusammen, sondern werden noch durchsichtiger, da das Exoplasma, da es wasserreich war, beim Zufrieren wahrscheinlich sich stark erweitert und die Wände, indem es im Kanälchen bleibt, stark auseinander schiebt. Dabei ist es nicht unnütz, zu bemerken, daß die Gliabildungen nach der Methode von BIELSCHOWSKY besonders gut gelingen, und hauptsächlich dann, wenn das Auswaschen zwischen dem Ammoniakalbade und dem Formol sehr kurz ist, oder überhaupt ganz ausfällt.

Es wäre eigentlich richtiger, diese Modifikation als die Methode von MARESCH (16) zu bezeichnen. Er war der erste, der ihre Anwendung zum Untersuchen des Bindegewebes versuchte und sehr gute Resultate erhielt. Keine einzige von all den andern, von mir angewandten Methoden, gab mir so scharfe Bilder. Bilder, die ich mit der HEIDENHAINschen Färbungsmethode gewonnen, sind sehr klar, aber die Gliafasern unterscheiden sich von den Nervenfibrillen nicht, und deshalb können solche Figuren, wie Fig. 4, in Verirrung bringen.

Wo enden die neurofibrillären Fasern und wo fangen die Gliafasern an?

Die Antwort darauf geben uns die Methoden von RAMÓN Y CAJAL und teilweise wiederum die Methode von BIELSCHOWSKY. Wie es sich erklärte, folgen die Gliafasern (Fig. 4) dem Achsenfortsatz, durchziehen mit ihm die Punktsubstanz und geben dort überall bald ziemlich feine, bald aber auch sehr grobe Gliafasern ab. Manchmal vereinigen sich diese Fasern zu ziemlich kompakten Platten (Fig. 18); ihren fibrillären Bau kann man aber immer erkennen.

Aber nie durchziehen die Gliafasern den Fortsatz selbst. Sie umhüllen ihn nur von allen Seiten und begleiten ihn bis zur Punktsubstanz. Was aber die Ganglienzelle anbetrifft, so wird sie nicht nur begleitet von den Gliafasern (wie schon oben erwähnt), sondern diese dringen auch in ihr Inneres ein. Dasselbe Verhältnis zwischen den Glia- und den nervösen Elementen war schon von APÁTHY bei den Hirudineen bemerkt worden, und später wurde es teilweise von HELD bestätigt. (Vgl. HELD [5], Fig. 50 und meine Fig. 21.) Manchmal sind die Hohlräume der Gliakapsel, welche die Nervenzelle umgibt, sehr klein. Derartige Gliahüllen trifft man nur bei großen Zellen und außerdem habe ich sie nur im Bezirk des Visceralganglions beobachtet (Fig. 21). Nach der Ansicht von APÁTHY und HELD ist dieses Hüllgewebe der nervösen Ganglienelemente ein Produkt der Gliazellen, welche die Ganglienzellen umgeben, und steht mit diesen in unmittelbarer Kommunikation.

Meine Präparate weisen diese Kommunikation nicht auf, obwohl ich derselben Meinung wie APÁTHY bin.

Fast jede Nervenzelle weist im Hüllgewebe zwei, drei, manchmal auch mehr längliche, mittelgroße Kerne auf, welche auf den ersten Blick fast plasmalos erscheinen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Erscheinung eine bloß scheinbare ist.

Das Plasma dieser Gliazellen ist bis auf ein Minimum reduziert worden. Es existiert natürlich eine dünne Plasmaschicht um den Kern; der größte Teil des Plasmas aber ist zum Aufbau der Gliafasern verbraucht worden.

Das Plasma einer solchen Gliazelle gibt keinem Farbstoffmittel der gewöhnlichen Methoden nach. Von Zeit zu Zeit scheidet das Plasma feine Gliafasern ab. Manchmal (z. B. Fig. 17) scheint es, daß die Gliafaser direkt aus dem Gliakern austritt. Gewöhnlich aber sind die Gliafasern vollständig von der Zelle abgesondert. Man kann ja selbstverständlich nicht sagen, daß der Kern der Produzent der Gliafaser ist. Mir scheint es nur, daß das (vielleicht dank der schon gebildeten Masse von Fasern) reduzierte Plasma im Moment der Ausscheidung einer neuen Faser überrascht worden ist.

Diese Faser hat sich von ihm noch nicht getrennt und keine Individualität erhalten.

Meine Ansicht ist die, daß alle diese Fasern als morphologische, ganz aparte Einheiten erscheinen, welche mit den Ganglienzellen nur im Moment ihrer Individualisierung im Kontakt stehen. Ich will damit selbstverständlich ihre Fähigkeit, nach der Trennung mit der Zelle, sich zu verästeln, nicht ausschließen, ebenso wie die Fähigkeit in die Saftkanälchen einzutreten und ganz feine Glianetze zu bilden, oder, im Gegenteil, sich in einzelne, ziemlich kompakte Gliaplatten zu vereinigen. Es ist natürlich nur damit die Entwicklung z. B. der Interstitialfasern zu erklären, welche wir bei *Octopus vulgaris* in der Gegend des Visceralganglions beobachten. Diese Fasern entwickeln sich selbständig, auch nach ihrem Austritt aus der Mutterzelle, und bilden eine zuverlässige Stütze für die zarteren Elemente. Den Gliaelementen schreibe ich ausschließlich die Rolle der Skeletbildung zu.

Es ist zweifellos, daß die Gliaelemente, abgesehen davon, daß sie in die Ganglienzellen eintreten (obwohl SCHMIDT dieses kategorisch verneint), mit den Nervenelementen in keine physiologische Verbindung treten.

Sie können natürlich nicht als leitende Elemente dienen, wie es LEYDIG annahm, aus dem einfachen Grunde, daß zwischen ihnen weder unmittelbarer Kontakt, noch eine Kontinuität besteht.

Ein solcher existiert zwischen ihnen nur im Bezirk der Zellschicht. Außer diesem kann natürlich auch keine Rede von einem Kontakt oder einer Kontinuität im physiologischen Sinne zwischen der Glia- und der reinen Nervenfibrille sein.

Abhängig von der Größe der Nervenzellen und also auch von ihren Forderungen an das Stützgewebe werden sie stärker oder schwächer von den Gliafasern umgeben und ihr Exoplasma von demselben durchzogen. Dieselbe existiert auch zwischen den Gliazellen (oder Hüllzellen wie sie ROHDE nennt) und den Ganglienzellen; je größer die Ganglienzelle ist, desto größer ist die Zahl der sie umgebenden Gliazellen. Manchmal treten diese Zellen (abgesehen davon, daß auf den Präparaten nur die Kerne, nicht die Zellen zu sehen sind, werde ich sie, aus den oben angegebenen Gründen, als Zellen bezeichnen) in das Exoplasma ein, und nur einmal gelang es mir, dieselben auf der Grenze zwischen Exo- und Endoplasma aufzufinden (Fig. 8 $glz_{(x)}$).

In seltenen Fällen werden um die jungen Ganglienzellen keine Gliazellen bemerkt. Auf dem Achsenfortsatz sind sie sehr selten und stehen sehr weit voneinander ab. So z. B. wird auf der Zelle (Fig. 3) auf dem ganzen Verlauf ihres Achsenfortsatzes nur eine Zelle beobachtet.

Besonders zahlreich sind diese Gliazellen an der Peripherie des

Ganglions, wo sie auch gröbere Fasern bilden. Die Form der Gliazelle zu bestimmen ist ganz unmöglich, da wir die Grenzen des Plasmas gar nicht sehen. Der Kern hat eine längliche, ovale Form und enthält etwas Chromatin. Man trifft oft unter diesen Kernen auch noch Kerne von sternförmigem Aussehen (Fig. 17). Die Fasern, die von diesen und jenen Zellen gebildet werden, scheinen denselben Charakter zu tragen.

Außer den genannten Gliagebilden, außer dem, sozusagen, Hüllgewebe der Ganglienzellen, müssen wir noch gröbere Gliafasern unterscheiden, welche zwischen den Zellen durchlaufen und von auffallender Länge sind. Es gelang mir, mit Hilfe der (Fig. 20) MARESCHschen Methoden diese Fasern zu entdecken. Auf der oben genannten Zeichnung ist nur ein Viertel des Verlaufs dieser Fasern ausgeführt. Das ist aus rein praktischen Gründen gemacht worden, da ich nicht imstande sein würde, dieses Bild wegen seiner Größe auf einer Tafel auszuführen, wollte ich den ganzen Verlauf, auf welchem es mir gelungen war, die Fasern ununterbrochen zu verfolgen, unter dem Mikroskop (bei Imm. 2, Oc. 4) aufzeichnen.

Derartige Fasern verlaufen als ziemlich grobe, kompakte Bündel und treten nirgends zwischen einzelne Zellen ein. Man kann ihre Verästelungen nur zwischen einzelnen Gruppen von Zellen verfolgen. Sie werden ebenso wie die Hüllfasern von Gliazellkernen begleitet. Die Verteilung der Gliakerne zwischen den Interstitialfasern und die scheinbare vollkommene Abwesenheit des Zellplasmas um die Kerne nötigt uns die Meinung auf, daß wenigstens das intercellulare Gliagewebe nichts andres als das Gliasyncytium ist. Wir lassen aber diese Frage einstweilen offen, da ich hoffe, daß es mir gelingen wird dieses Verhältnis der reinen Gliaelemente von *Octopus* zu den nervösen Elementen etwas ausführlicher zu schildern. Um mit der Beschreibung der Gliabildungen zu Ende zu kommen, muß ich noch zu den Saftkanälchen zurückkehren.

Dieses Gebilde der Nervenzelle wurde zuerst von HOLMGREN beobachtet und existiert wie bei den Wirbellosen so auch bei den Wirbeltieren. Er schreibt in einer seiner Arbeiten (7, S. 12) folgendes: »Ich habe diese Kanälchen nicht nur an verschiedenen Nervenzellenkategorien verschiedener Vertebraten, sondern auch an Nervenzellen einiger Evertebraten wieder gefunden und ihre lymphatische Natur darzulegen versucht.« Als beste Versuchsobjekte für dieses Ziel hält HOLMGREN *Lophius* (von den Vertebraten) und *Astacus fluviatilis.* »So weit ich nun sehen kann, kenne ich keine Tierspecies, die in so deutlicher Weise die eigentliche Natur der Kanälchen hervortreten läßt, wie *Lophius* und *Astacus fluviatilis.*« Es gelang nämlich am besten eben bei *Astacus* *fluviatilis* die bindegewebige Natur der Saftkanälchen zu beweisen. Holmgren sagt darüber folgendes (S. 38): »Das Wesentliche im Betreff der ‚Kanälchen' scheint mir also nicht die Kanälchen selbst, denn sie stellen, soweit ich verstehen kann, nur Spalten in den bindegewebigen Kapselfortsätzen dar, sondern diese letzteren.«

»Ich bin zu dem wichtigen Schlusse gelangt, daß die Kanälchen ... eigentlich Spalten in den Kapselfortsätzen darstellen, welche die Nervenzellen in einer erstaunlich reichlichen Weise durchsetzen. Die Kanälchen sind meines Erachtens mit den interstitiellen Saftlücken und Saftkanälchen des zunächst umgebenden Bindegewebes identisch« ... Dieselben Versuche und Beobachtungen wurden zuerst von Holmgren an *Hirudo medicinalis* und später an *Helix pomatia* gemacht. Bei *Hirudo* waren die Saftkanälchen manchmal so groß und so erweitert, daß dem Forscher die Frage kam, ob es nicht Kunstprodukte seien; aber aus der Gleichheit der Bilder, welche Holmgren bei den verschiedensten Fixierungsmitteln gewann, mußte er den Schluß ziehen, daß diese Kanälchen auch bei *Hirudo* in Wirklichkeit existieren. Später, wie gesagt, beobachtete er dasselbe auch bei *Helix*. Diese Kanälchen stellen unzweideutig direkte Fortsetzungen der Saftlücken im zunächst befindlichen Gliagewebe dar, oder mit andern Worten: »Der Nervenzellkörper wird vielfach von Saftkanälchen durchsetzt, die in die pericellularen Saftlücken direkt übergehen. Was als prinzipiell äußerst wichtig betrachtet werden muß, ist, daß diese Kanälchen nicht von dem Nervenzellprotoplasma, sondern von dem in den Nervenzellkörper hineingedrungenen ‚Gliagewebe' abgegrenzt werden. Die Kanälchen stellen deswegen Spalten innerhalb der in einer oder andrer Form in den Nervenzellkörper eindringenden Gliafortsätze dar.«

Nach Holmgrens Meinung aber dringen nicht nur die Gliafortsätze, sondern auch die Gliakerne selbst in den Leib der Ganglienzelle ein. — »Die Kanälchen gehören morphologisch dem Gliagewebe an obwohl sie topographisch innerhalb der Nervenzelle liegen.«

Wir sehen danach, daß für Holmgren gar kein Zweifel, weder an der Existenz der Kanälchen selbst, noch in ihrer Natur, bei *Helix*, existiert. Von vielen Autoren wurden diese Beobachtungen Holmgrens bestätigt, es gab aber auch Forscher, die die Glianatur der Kanälchen leugneten. Unter diesen müssen wir vor allem Legendre (14) und Bochenek (2) nennen. Legendre arbeitete nämlich über dasselbe Tier wie Holmgren, d. h. über *Helix*.

Legendre sagt, daß es ihm nie gelungen sei, auch irgendwelchen Zusammenhang zwischen den Saftkanälchen, welche sich im Exoplasma befinden, und den Lacunen einerseits und der Glia anderseits zu finden.

Bochenek, welcher ebenfalls den Bau der Nervenzelle der Gastropoden studiert hat, sagt folgendes: »Les plus grandes cellules du système nerveux de *Helix* sont fournies d'un système de canaux pénétrant de la surface dans le corps cellulaire. Dans ces canaux se trouvent des prolongements et même des cellules de neuroglie. Contrairement aux opinions de Holmgren, nous trouvons, que l'appareil canaliculaire est un organe stabile de la cellule, n'étant pas soumis à des changements pendant des différents états fonctionnels.«

Was *Octopus vulgaris* anbetrifft, so gelang es mir, wie schon oben erwähnt, ganz zweifellos das Eindringen der Gliaelemente in das Endoplasma zu beobachten. Das Zerspalten derselben aber dort und den Prozeß der Kanalbildung habe ich nicht gesehen. (Unter dem Prozeß verstehe ich eine solche Stelle auf dem Präparat, auf Grund welcher man mit Sicherheit sagen könnte, daß die Gliafasern allein in den Leib der Zelle eindringt und sich dort zerspaltet, um einen Kanal zu bilden.)

Wenn man die Fig. 13 im Punkte *glxsk* ordentlich betrachtet, so bemerkt man ein Kanälchen, dessen Wände von Gliaelementen gebildet sind; aber wie ist die Faser eingedrungen? war es nur eine einzige? oder waren es zwei zu je einer an jeder Wand des Kanälchens. War an dieser Stelle schon ein Kanal oder nicht — das ist unmöglich zu entscheiden.

Ich beobachtete die Saftkanälchen zuerst bei der Anwendung der Methode von Bielschowsky (s. oben), aber ihr zweifelloses Vorhandensein erkannte ich nur nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin von Heidenhain, nach der Fixierung mit Hermannscher Flüssigkeit (Fig. 8 *sfkn*). Die betreffende Figur zeigt uns, daß die Kanälchen ihren Anfang im Exoplasma nehmen. Ihre Hohlräume tragen denselben Charakter wie das sie umgebende Exoplasma. Wie schon oben bemerkt worden ist, bin ich der Meinung, daß sie von Hyaloplasma erfüllt sind, von einer Lymphe oder (wenn man will) einfach von Exoplasma. Wenn man an diese Frage von diesem Standpunkt aus herantritt, so kann man zur Übereinstimmung darin mit Holmgren kommen, daß diese Kanälchen sich in die die Zellen umgebenden Hohlräume öffnen, da das Exoplasma, welches diese Kanälchen erfüllt, eben aus diesen Hohlräumen heraustritt — es erfüllt selbst diese Hohlräume. Die Lage der Kanälchen, ihre Zahl, Größe und Windungen folgen keiner bestimmten Regel. Man kann sie in den großen, in den mittleren ebenso auch in den kleinen Ganglienzellen beobachten.

Was die Bildung der Saftkanälchen anbetrifft, so hat HOLMGREN offenbar in vielem recht.

Ich glaube nämlich, daß die Gliafasern an einigen Stellen in die Kanälchen eintreten und, indem sie sich dort zerspalten, ihnen eine Stütze geben, sie kleiden aber die Wände der Kanälchen nie vollständig aus und erleichtern damit den freien Wechsel zwischen Endo- und Exoplasma; außerdem enden sie nie blind, d. h. der Conus des Wachstums bleibt immer frei und ohne Bindegewebe; es ist noch hinzuzufügen, daß, wie ich glaube, auch solche Kanälchen existieren, die von Bindegewebsgebilden gar nicht begleitet werden, welche in der Zelle zu beliebiger Zeit entstehen können, wenn es der physiologische Zustand der Zelle erfordert. Ich bin geneigt, anzunehmen, daß die Kanälchen, welche sich morphologisch in der Zelle befinden, wie HOLMGREN sagt, auch als ihr morphologisches Element erscheinen, die Gliafasern aber, welche hierher eindringen, sekundärer Natur sind; das ist es, glaube ich, womit man die Erscheinung erklären kann, daß oftmals Kanälchen zu beobachten sind, welche gar keine Spuren von Bindegewebsfasern aufweisen.

MERTON, welcher solche Kanälchen bei *Tethys leporina* beobachtet hat, beschreibt ihren Verlauf nur bis zu den Grenzen von Endo- und Exoplasma.

Wahrscheinlich ist *Tethys* hierin eine Ausnahme, da bei *Helix* und *Octopus vulgaris* der Bezirk ihres Verlaufes sehr groß ist. Manchmal, wie wir es auf den Zellen der Fig. 8 beobachten, reichen die Kanälchen bis zur Kernmembran. Der Kern steht aber in keiner Beziehung zu den Kanälchen. Diese Kanälchen anastomosieren oftmals dermaßen untereinander, daß große Bezirke des Endoplasma aus der gemeinsamen Masse ganz ausgeschlossen erscheinen. Manchmal aber dringen sie in die Zelle ein, verästeln sich in derselben sehr stark, anastomosieren aber nicht miteinander. Keine einzige von den speziellen Glia- und Bindegewebsmethoden gab mir befriedigende Resultate. Ich halte es für möglich, dieses durch den besonderen chemischen Charakter des Bindegewebes von *Octopus vulgaris* zu erklären.

Bei der Färbung mit S Fuchsin z. B., eine Methode, welche HOLMGREN mit so großem Erfolg angewandt hatte, färbte sich bei *Octopus* das collagene Bindegewebe, welches das Ganglion umgibt, oder als Zwischenschicht zwischen einzelne zusammengewachsene Ganglien eintritt.

Was für eine Bestimmung haben diese Kanälchen?

Einerseits ist es ganz unzweifelhaft die trophische Funktion. Die

Nervenzelle ist in ihrer Funktion so kompliziert, daß ihre Organisation selbstverständlich ebenso kompliziert sein muß.

Anderseits, wenn man Fig. 3 betrachtet, muß man zulassen, daß das Exoplasma, welches die Zelle umgibt, sich auch in den Achsenfortsatz erstreckt, und außerdem zieht es durch diese Kanälchen durch die Ganglienzelle bis zum Kern.

Es ist klar, daß, wenn das Exoplasma, irgend einen Anteil an der Leitung der Empfindungen nimmt (und meiner Ansicht nach ist es so), so ist auch ihre Bestimmung, nicht nur trophische Funktionen zu verrichten, sondern, indem sie in die Ganglienzellen eindringen, auch das Feld, auf dem sich Exo- und Endoplasma berühren, zu vergrößern.

Neurofibrillen und Nervennetz.

In den ersten zwei Kapiteln haben wir die Haupt- und Nebenorgane der Nervenzelle betrachtet (wie sie SCHIEFFERDECKER nennt); jetzt müssen wir noch unbedingt ein Organ, welches, obwohl es von einigen Autoren zu den nebensächlichen gestellt wird, eine doch sehr wichtige Rolle in der Funktion der Nervenzellen spielt, schildern. Als ich an die Untersuchungen des Nervensystems der Cephalopoden herantrat, stellte ich folgende Frage auf: Kann man wirklich das Schema des fibrillären Baues der Nervenzellen und die Leitung der Empfindungen, welche APÁTHY für die niederen Tiere vorgeschlagen hat, auch für die Cephalopoden anwenden?

Mir scheint es, daß es mir gelungen ist die Frage verneinend zu beantworten.

Das Schema des fibrillären Baues der Nervenzelle von APÁTHY für die Wirbellosen ist einstweilen nur für die Würmer unbestreitbar und kann in keinem Falle für die Cephalopoden angewandt werden. Bei den Cephalopoden wurde diese Frage bis jetzt noch gar nicht berührt. Ich kenne keine einzige Arbeit, welche die Nervenfibrillen dieser Klasse der Mollusken behandelt. Alles was in der Literatur existiert, handelt von Untersuchungen an Gastropoden. Ich könnte auch auf diesem Gebiet nur sehr wenige und keine großen Arbeiten nennen. Das sind die Arbeiten von SCHULTZE (39), PFLÜCKE (21), CLURÉ (3), SCHMIDT (30), HAVET (4), BOCHENEK (2), LEGENDRE (14) und in der allerletzten Zeit die Arbeit von MERTON (17). Die ersten drei Arbeiten waren zu der Zeit geschrieben worden, als noch außer APÁTHYS und GOLGIS speziellen Nervenmethoden keine andern angewandt wurden. Nichtsdestoweniger haben alle diese Arbeiten ihren historischen Wert. Jeder von diesen Autoren bestätigte, daß die nervösen Ganglienzellen bei verschiedenen Gastropoden einen fibrillären Bau besitzen. Die letzten vier Arbeiten aber, obwohl sie viel später erschienen sind, sind doch alle, außer der Arbeit von MERTON, mit Hilfe der früheren nicht ganz zuverlässigen Methoden ausgeführt worden.

Die Arbeit von MERTON, abgesehen davon, daß sie der Neuzeit angehört, ist etwas tendenziös, und deshalb ist es dem Autor nicht gelungen, die Neurofibrillenfrage bei *Tethys leporina* aufzuklären. MERTON ist geneigt, überall die Wabenstruktur des Plasmas zu sehen, und zieht deshalb die Existenz der Fibrillen bei den Mollusken in Zweifel. Auf S. 335 sagt er folgendes: »Ob die in den drei obengenannten Arbeiten beschriebenen Fibrillen sämtlich als selbständige Gebilde anzusehen sind, oder ob es sich dabei nicht zum Teil um Plasmastrukturen handelt, die einen fibrillären Bau vortäuschten, will ich dahingestellt sein lassen.«...

Als die ausführlichste Arbeit können wir die Arbeit von BOCHENEK über *Helix* nennen. Alle seine Untersuchungen führen zu folgenden Ergebnissen: »Erstens: in allen Ganglienzellen von *Helix* kann man das Vorhandensein des fibrillären Netzes beweisen. Dieses Netz ist in der peripherischen Schicht der ‚kleinen‘ Ganglienzellen gelagert, und verbreitet sich in den großen auch in die Tiefe. In allen diesen Zellen befinden sich diese Netze in Kontinuität mit den Fibrillen des Achsenfortsatzes. Es existiert kein Unterschied zwischen den sensorischen und motorischen Fibrillen. Das Vorhandensein der Fibrillennetze gibt BOCHENEK den Grund, sie mit den von APÁTHY bei den Würmern gefundenen Netzen zu vergleichen und sie auf diese Weise dem Schema von APÁTHY zu nähern.

Fast gleichzeitig mit der Arbeit von BOCHENEK erschien die Arbeit von SCHMIDT, welche ebenfalls die Frage über den fibrillären Bau der Ganglienzelle der Gastropoden berührt.

»Das silbergeschwärzte Fibrillennetz beschränkt sich anscheinend wesentlich auf die Oberfläche der Zellen. Wenige Fasern dringen etwas tiefer, doch scheint der Kern durchweg frei zu bleiben. Eine deutliche Trennung in zwei Netze, wie sie APÁTHY an centralen Ganglienzellen fand, kann ich bei den peripheren Ganglienzellen ebensowenig wie NUSBAUM feststellen.«... Damit sind auch alle Ergebnisse von SCHMIDT über den fibrillären Bau erschöpft. LEGENDRE hat die Ergebnisse von BOCHENEK bloß bestätigt.

Meine Untersuchungen an den Cephalopoden brachten mich zu der Überzeugung, daß bei diesen der Typus des Baues viel komplizierter als bei den übrigen Mollusken ist, und daß das Vorhandensein solcher homologer Gebilde, wie das Golginetz von Bethe dazu zwingt, sie auf eine besondere Stufe zu stellen. Von mir wurden verschiedene fibrilläre Methoden angewandt, wie ich es schon erwähnt, und alle gaben positive Resultate (s. Fig. 11, 12 [nach Bielschowsky], 6, 7 [nach Cajal], 5, 10 [nach Joris]).

Alle diese Präparate zeigen ein und dasselbe, nämlich, daß in den Ganglienzellen von *Octopus vulgaris* anastomosierende Nervenfibrillen im Innern der Ganglienzelle existieren, sowie einzelne, welche im Achsenfortsatz parallel verlaufen (Fig. 6, 5) und ein Geflecht im Zellleib bilden. An der Oberfläche der Zelle scheint es, wie Fig. 6 zeigt, als ob diese Fibrillen mehr oder weniger parallel verlaufen, dasselbe kann man auch teilweise von Fig. 7 *D* sagen; auf den Fig. 7 *A.*, *B.*, *C.* aber sind überall Netze sichtbar. Meiner Ansicht nach kann man das dadurch erklären, daß die Fig. 6 und 7 *D.* von der Oberfläche der Zelle gezeichnet worden sind, wo die fibrilläre Schicht sehr fein und das Fibrillärgeflecht deswegen nicht so zu bemerken ist, wie z. B. auf derselben Fig. 7 *A*, *B*, *C*.

Im ersten Fall entbehrt die Zelle vollständig der Kerne, im zweiten aber hat der Schnitt die Mitte der Zelle passiert, und deswegen nimmt auch die fibrilläre Schicht die ganze Dicke des Schnittes ein. Viele Fibrillen geben ohne Zweifel sehr feine Verästelungen, und deshalb kann man das intracellulare Netz nicht leugnen. Daß es existiert, kann man besonders an den Präparaten, die nach Joris bearbeitet worden sind, beobachten (Fig. 5, 10). Alle Neurofibrillen und alle neurofibrillären Gebilde werden mit dieser Methode sehr fein gefärbt, und das Plasma bleibt fast ganz ungefärbt; dem ist die Sichtbarkeit der feinsten Verästelungen zu verdanken. Sobald aber die Neurofibrillen in den Achsenfortsatz eintreten, verschwinden alle Anastomosen, und die Neurofibrillen erscheinen in ihrem ganzen Verlauf vollständig parallel. Die Methode von Joris, die in ihrer Handhabung ziemlich einfach ist, gibt ganz gute Resultate, und die Präparate verlieren in keinem Fall mit der Zeit ihr ursprüngliches Aussehen. Leider können wir von Ramón y Cajals Methode nicht dasselbe sagen. Viele von meinen im Jahre 1905 angefertigten Präparaten haben ihr früheres Aussehen vollständig verloren. Aber, wenn ich auch alle möglichen Vorsichtsmaßregeln anwendete, bin ich doch geneigt das mißlungene Aufbewahren der Präparate meiner eignen Nachlässigkeit beim Auswaschen zuzuschreiben, da, wie Ramón y Cajal selbst sagt, »seine Präparate sehr haltbar sind«.

Was andres müssen wir von Bielschowsky sagen. Präparate, die ich zu gleicher Zeit mit den nach Ramón y Cajal bearbeiteten erhielt, behalten bis jetzt eine auffallende Klarheit. Auf Grund dieser Methode (Fig. 11, 12) muß ich auch zum Schluß kommen, daß die meisten Neurofibrillen sich in der Ganglienzelle zu einem feinen Netz verästeln, obwohl auch einzelne solche Fibrillen existieren, die mit den übrigen nur in Kontakt treten und in feinere Fortsätze übergehen. Netze, die mit den Netzen von APÁTHY homologisiert werden könnten, existieren ganz sicher nicht. Diese Tatsachen bestätigen die Meinung von RAMÓN Y CAJAL, daß im ganzen Tierreich der fibrilläre Bau derselbe ist. Er erklärt es folgendermaßen: »La charpente neurofibrillaire des nerveuses n'est pas formée par des filaments indépendants comme le soutient BETHE, mais par des réseaux filamenteux disposés ordinairement en deux couches l'une superficielle et l'autre périnucleaire. . . . Chez les invertébrés le corps cellulaire contient également un réseau de neurofibrilles d'une évidence remarquable chez le Hirudinées où APÁTHY l'a decouvert. La disposition du reticulum neurofibrillaire dans les cellules des mammifères telle que nous l'avons exposée (siehe den Anfang des angeführten Zitats) dans ce travail nous autorise à dire que tous les neurones, tant des Vertébrés que des Invertébrés, peuvent au point de vue neurofibrillaire, être considérés comme batis sur le même plan. Wir nehmen diese Meinung von RAMÓN Y CAJAL mit besonderem Vergnügen an, das Unglück ist das, daß ich bei den Cephalopoden außer den Fibrillen, welche aus der Punktsubstanz in die Ganglienzelle und umgekehrt ziehen, auch noch neurofibrilläre Gebilde, welche die Ganglienzelle vollständig umgeben, gefunden habe (Fig. 2). Diese neurofibrillären Gebilde, welche von BETHE nur dank seiner Methode gefunden waren, und von allen Anhängern der Neurontheorie, wie auch von RAMÓN Y CAJAL, als Kunstprodukte angesehen werden, kann man wohl kaum bei den Cephalopoden als solche betrachten, schon aus dem einfachen Grunde, daß sie bei *Octopus vulgaris* mit auffallender Klarheit dank der Methode von RAMÓN Y CAJAL auftraten. VAN GEHUCHTEN (34, S. 1821) sagt folgendes: »RAMÓN Y CAJAL a contesté cette opinion de BETHE; pour lui le reseau de GOLGI est une production artificielle le résultat de la coagulation, de quelque substance albuminoide dans les espaces péricellulaires et péridendritiques«; und weiter auf S. 1822: »La nouvelle méthode de RAMÓN Y CAJAL au nitrate d'argent reduit, qui est en quelque sorte une méthode d'imprégnation élective des neurofibrilles, est venue jeter une vive lumière sur tous ces observations divergentes. Avec cette méthode on n'est pas parvenu jusqui'ci à colorer un réseau péricellulaire, preuve éclatante, que, si un pareil réseau existe, il ne peut pas être constitué par des neurofibrilles et ne peut en aucune façon intervenir dans le fonctionnement des éléments nerveux.« . . . Wenn dem so ist, so kann man hier auch eine umgekehrte Schlußfolgerung machen, nämlich die, daß wenn die fibrillären Gebilde auf den Nervenzellen nach der Methode von Ramón y Cajal klar und scharf gefärbt werden, so sind diese Gebilde zweifellos nervöser Natur. Diese fibrillären Gebilde nämlich und eben dank der berühmten Methode von Ramón y Cajal »au nitrat d'argent reduit« sind von mir bei *Octopus vulgaris* beobachtet worden. Ich glaube, daß dieses Netz nervöser Natur ist. Es besteht aus sehr feinen fibrillären Fasern, welche die ganze Nervenzelle umgeben. Seine Fasern anastomosieren miteinander. Ob sie mit den endocellulären Netzen in irgendwelchem Zusammenhang stehen, konnte ich nicht beobachten, da gewöhnlich, wenn dieses pericelluläre Netz gefärbt wird, die Fibrillen gar nicht gefärbt werden und umgekehrt. Daraus könnte man natürlich den Schluß ziehen, daß dieses Netz nicht nervösen Ursprunges ist, aber wir halten diese Schlußfolgerung für eine zu eilige, ebenso wie auch dieselbe oben erwähnte von Van Gehuchten. Am wahrscheinlichsten ist es, daß dieses Netz einen etwas andern chemischen Charakter annimmt. Das ist auch sehr leicht möglich, da seine Bestimmung das Leiten dieses oder jenen Reizes, sei es sensorisch oder motorisch, zu den andern Neuronen ist.

Wie Fig. 2, so ist auch Fig. 19 nach einem und demselben Präparate gemacht worden. Auf Fig. 2 sind die Zellen quer geschnitten; deshalb sind die Achsenfortsätze gar nicht zu sehen. Außerdem ist das Netz dort, wo der Kern gut zu sehen ist, nicht voll, da die Schnitte augenscheinlich die Mitte der Zelle passiert haben und der obere Teil des Netzes mit der Zelle zusammen heruntergeschnitten worden ist. Dort aber, wo der Schnitt einmal zwischen benachbarten Zellen (Fig. 2), das andre Mal nur die Oberfläche der Zelle berührt hat, ist der Kern gar nicht vorhanden, das Netz aber bedeckt den ganzen Bezirk der Zelle. Fig. 19 zeigt eine ganz andre Zelllage. (Ich wiederhole, daß beide Figuren nicht nur vom selben Präparat, sondern auch vom selben Schnitt gemacht worden sind. Der Unterschied ist nur der, daß Fig. 2 aus dem Gebiete des Trichterganglions, und Fig. 19 aus dem Gebiet des Visceralganglions genommen sind. Die Richtungen der Achsenfortsätze aber sind einander fast parallel.) Wie Fig. 19 zeigt, begleitet das Pericellularnetz den Achsenfortsatz bis zur Punktsubstanz und tritt sogar in dieselbe ein. Manchmal, wie z. B. auf Fig. 19, kann man es mit dem Achsenfortsatz auf eine ziemlich große Strecke verfolgen, endlich aber verliert es sich zwischen den Neurofibrillen der Punktsubstanz. Was ihr späteres Schicksal ist, gelang mir nicht zu verfolgen. Von wo kommt es? ist es ein ganz selbständiges Nervengebilde oder sind es nur modifizierte Nervenfibrillen? Im betreffenden Falle glaube ich es zulassen zu können, daß es modifizierte Neurofibrillen sind, welche aus der Nervenzelle in die Punktsubstanz eingetreten sind, um wieder, nachdem sie ihre Natur etwas verändert, in Kontakt mit den andern Zellen zu treten, indem sie auf ihren Fortsätzen emporsteigen. (Ich muß mich hier dagegen verwahren, daß ich eine neue Theorie aufstelle, da ich hierzu noch viel zuwenig Tatsachen habe, sondern nur eine hypothetische Vermutung ausspreche, welche mir, wenn die Tatsachen nicht das Entgegengesetzte zeigen werden, als Thema für eine andre Arbeit dienen wird.) Mit andern Worten, wird durch die Existenz der Glia- und pericellulären Nervennetze bei *Octopus vulgaris*, wie wir es oben gesehen, teilweise der Gedanke von HELD bestätigt, welcher meint, daß: »l'existence de deux réseaux péricellulaires: l'un coloré par BETHE, serait de nature neuroglique; l'autre formé par des ramifications cylindraxiles anastomosées, serait le véritable réseau nerveux partout en ses points nodaux les boutons ou pieds terminaux allant se continuer avec le protoplasme de la cellule nerveuse.«... Oben bemerkte ich, daß die Nervenzellen der Cephalopoden unipolar sind, wenn man solche Zellen, wie Fig. 11 zeigt, nicht in Betracht zieht. Wenn wir aber diese Zellen ordentlich betrachten, so sehen wir, daß auch sie einen unipolaren Charakter haben, und daß man diese Verästelungen eher zu den Verästelungen des Achsenfortsatzes, als der Dentriten stellen kann. Jede Ganglienzelle ist von einer dicken Gliaschicht umgeben, also könnte der Kontakt nur ausschließlich in dem Gebiete der Punktsubstanz vor sich gehen. Die Neurofibrillen aber, welche aus der Punktsubstanz in den Bezirk der Zellenschicht eintreten, und einzelne Zellen, vielleicht auch Zellgruppen umgeben, vergrößern dadurch die Fläche des Kontaktes der einzelnen Neuronen. Leider kann ich die Theorie von HELD nicht bestätigen, da es mir nicht gelungen ist Anastomosen zwischen diesem pericellulären Netze und den intracellulären Fibrillen zu beobachten. Daß die pericellulären Netze nicht allein existieren, wie HELD glaubt, folgt auch aus meinen Beobachtungen. Das eine Netz ist zweifellos ein Glianetz (Fig. 3, 4, 8, 9), das andre aber ist ein nervöses (Fig. 2). Außerdem sind bei den Cephalopoden keine Endfüßchen konstatiert worden, obwohl nach der Methode von BIELSCHOWSKY ganz ähnliche Gebilde sichtbar gemacht wurden; nichtsdestoweniger aber bin ich gezwungen, dieses anders zu erklären (Fig. 22). Erstens liegen diese Füßchen meistens in der Zelle selbst, und nur wenige sind an der Oberfläche zu finden. Meiner Ansicht nach ist das dasselbe, was Ramón y Cajal glaubt, nämlich: Erweiterungen einiger einzelnen feinen fibrillären Ästchen, aber nicht der äußeren, sondern auch der inneren. Trotz der großen Ähnlichkeit dieses Bildes und desjenigen von Held, glaube ich, daß diese Erscheinungen noch längst keinen gleichen Charakter tragen. »La méthode de Ramón y Cajal a mis en évidence«, schreibt Van Gehuchten, »avec une netteté surprenante, les pieds terminaux de Held et Auerbach, elle a montré que ces boutons terminaux ne sont que les renflements de fines fibrilles nerveuses, provenant du fouillis de fibrilles nerveuses dans lequel se trouve englobé le corps de toute cellule nerveuse.« . . .

Die Lage der Ganglienzelle selbst an der Peripherie des Ganglions, die Abwesenheit der Protoplasmafortsätze und daß geradezu alle Achsenfortsätze unabhängig davon, zu welcher Zelle (groß oder klein) sie gehören, in die Punktsubstanz eintreten, folglich das fibrilläre Geflecht hier anfängt, machen die oben angeführte Erklärung Ramón y Cajals für die Cephalopoden nicht ganz annehmbar. Mir scheint, daß, wenn die Endknäuel bei *Octopus* auch wirklich existieren, was sehr wahrscheinlich ist, man sie eben in dem obengenannten Netz suchen müßte.

Die von mir gewonnenen Resultate geben nun aber kein Verständnis dafür, auf welche Weise dieses leitende Netz, wie man es nennen könnte, auf der Ganglienzelle endigt. Ich sagte oben, daß die ganze Ganglienzelle von *Octopus* von Nervenfibrillen durchwebt wird, welche an einigen Stellen nur ein Geflecht bilden und an andern miteinander anastomosieren. Beim Austreten aus der Ganglienzelle ziehen die Nervenfibrillen, ohne Anastomosen zu bilden, ganz parallel auf im Achsenfortsatz, indem sie von einer beträchtlichen Schicht von dem Zellexoplasma, oder wie es Bethe nennt, »perifibrillärer Substanz«, begleitet werden. Diese perifibrilläre Substanz wurde von Kupfer im Jahre 1883 entdeckt samt den in sie eingeschlossenen Fibrillen. Kupfer schrieb, »daß die Fibrillen als scharfe Linien in einem homogenen Plasma« eingelagert sind. Bethe schreibt in seiner Arbeit (1): »Am schärfsten und deutlichsten treten die Neurofibrillen in den Fasern bei der Apáthyschen Goldmethode auf. . . . Hier sieht man auf Längs- und Querschnitten, wie die nach außen von der Gliaschicht umhüllten Fasern aus einer gleichmäßig homogenen Masse bestehen, der Perifibrillärsubstanz, in die die Fibrillen als scharf konturierte Individuen eingebettet sind.«

Von wo kommt diese Perifibrillärsubstanz? — Augenscheinlich von dort, von wo auch die Fibrillen kommen, d. h. aus der Zelle, oder, richtiger gesagt, aus den Zellen. Das Exoplasma tritt mit den Zellfibrillen (als Achsenfortsatz) in die Punktsubstanz ein. Hier begleitet es die Nervenfibrillen und bei ihrem Austritt aus der Punktsubstanz in Form von Fasern, folgt es diesen letzteren wie die perifibrilläre Substanz BETHES oder das homogene KUPFERsche Plasma. In der Punktsubstanz bildet das Exoplasma wahrscheinlich ein ununterbrochenes Syncytium. Was die Punktsubstanz anbetrifft, so war über sie, wie von seiten der Neuronisten, so auch der Antineuronisten sehr viel geschrieben worden, im allgemeinen können alle Meinungen auf folgende zwei Punkte zurückgeführt werden: 1) Entweder ist die Punktsubstanz ein Netz, welches alle drei Dimensionen besitzt; oder 2) ist sie nichts andres als ein Geflecht. Es ist selbstverständlich, daß die Neuronisten das zweite anerkennen und ihre Gegner das erstere. RAMÓN Y CAJAL und SCHIEFFERDECKER, wie auch die andern, lassen es zu, daß einige Fibrillen sich in der Punktsubstanz verästeln, die andern aber gerade durchziehen. (Dasselbe kann man nach meiner Meinung auch von der Punktsubstanz von *Octopus vulgaris* sagen.) Sie bilden aber nie Anastomosen, sondern treten immer in Form von Geflecht auf. Nach der Meinung von SCHIEFFERDECKER könnte man die Punktsubstanz mit einem Teil der grauen Substanz der Wirbeltiere vergleichen, nämlich mit der Stelle, wo die Endigungen der Achsenfortsätze von protoplasmatischen Fortsätzen der Zellen umgeben werden.

»Den Wirbellosen fehlen, sagt SCHIEFFERDECKER (28), ja die Endigungen des Achsencylinders mit Endkeulen, die sich bei den Wirbeltieren an die Zellkörper und Dendriten anlegen. Die Punktsubstanz stellt einen an einer bestimmten günstigen Stelle gelegenen Versammlungsplatz dar, an welchem eine Anzahl verschiedener Neuronen sich treffen.« . . .

Obwohl mir solch' ein Vergleich als sehr gelungen erscheint, glaube ich nichtsdestoweniger, daß bei *Octopus vulgaris* der Kontakt der Neuronen nicht nur in der Punktsubstanz besteht, sondern auch auf der Zellperipherie vermittels des Leitungsnetzes (Homologon des Golginetzes). Bei *Octopus vulgaris* besteht die Punktsubstanz: 1) wahrscheinlich aus dem Syncytium des Exoplasmas, welches in dieselbe dank den Achsenfortsätzen der Ganglienfortsätze eindringt, 2) aus den Neurofibrillen, welche eine Masse Verästelungen abgeben (vielleicht aber auch Anastomosen bilden, ich will dieses nicht kategorisch leugnen) und miteinander in Kontakt treten; 3) aus Gliafibrillen (Fig. 18, 19). Einige Nervenfibrillen ziehen wahrscheinlich durch die Punktsubstanz, an der Bildung der Nervenfaser Anteil nehmend. Das sind die sensorischen und motorischen Fibrillen. Die zweite Art der Nervenfibrillen tritt in einfachen Kontakt oder anastomosiert mit den ihnen verwandten

Nervenfibrillen andrer Neuronen. Die dritte Art der Fibrillen endlich wird entschieden (Fig. I) zur Bildung von Commissuren mit den nebenan liegenden Ganglien verbraucht, und die vierte Art der Nervenfibrillen geht, indem sie ihre Natur ändert, wahrscheinlich peripherisch auf andre Achsenfortsätze über, steigt an ihnen bis zur Zelle herauf, wo sie auch (Fig. 2, 19) das Leitungsnetz, oder, vielleicht besser gesagt, das Kontaktnetz gibt. Ob die Punktsubstanz ein Netz mit drei Dimensionen darstellt, d. h. ob Fibrillen einzelner Neuronen miteinander unmittelbare Anastomosen bilden, ist absolut unmöglich zu sagen. Eher kann man die Meinung von Ramón y Cajal zulassen, daß sie auch hier nur in Kontakt stehen.

Havet (4), der den Bau des Nervensystems bei *Limax* untersuchte, schreibt unter anderm folgendes: »Les ganglions formant le système nerveux central sont composés de cellules nerveuses situées périphériquement et d'une substance ponctuée centrale . . . arrivé dans la substance ponctuée (Punktsubstanz) le prolongement (Achsencylinder) se divise en deux branches, l'une se ramifie et reste dans la substance ponctuée, l'autre au contraire est lisse et contribue soit à former un nerf périphérique, soit un nerf commissural. . . . On peut conclure de ce qui précède que la substance ponctuée est formée par l'entrecroisement des prolongements ramifiés ou non des cellules nerveuses ganglionnaires, par les fibres nerveuses et peut-être par des cellules de neuroglie.« . . .

Was die Gliazellen anbetrifft, so kann man mit voller Sicherheit sagen, daß sie in die Punktsubstanz der Cephalopoden nicht eindringen. Es ist mir wenigstens nicht gelungen, sie mit irgend einer hier zur Verfügung stehenden Methode zu färben. Was die Gliafasern und die sehr dicken Platten anbetrifft, so erfüllen sie die Punktsubstanz von *Octopus vulgaris* in reichlichem Überfluß. Manchmal, wie schon oben erwähnt, sammeln sich diese Gliafasern zu dicken Platten (Fig. 18). Zweifellos werden diese Gliabindegewebsgebilde in die Punktsubstanz eingeführt, teilweise vom Achsenfortsatz begleitet, teilweise hineindringend an den Austrittsstellen der Nervenfasern.

In der Punktsubstanz einiger Ganglien, so z. B. des Ganglion opticum, sind alle freien Fibrillen nach dem Austritt aus der Zelle von einer Masse von Myelinkörnchen besät. (Das Vorhandensein des Myelins bei den Cephalopoden war von mir gemeinsam mit Victor Henri bewiesen worden, gelangte aber ganz zufällig [nicht durch meine Schuld] nicht in den Druck.) Die Myelinkörnchen begleiten die Neurofibrillbündel auch in den Nervenfasern.

Wenn ich von vorstehendem ein kurzes Résumé gebe, so kann man meine Ergebnisse auf dem Gebiet der Erforschung der subösophagealen Ganglienmasse von *Octopus vulgaris* folgendermaßen formulieren:

I. Die subösophageale Ganglienmasse von *Octopus vulgaris* ist aus zehn Ganglien zusammengewachsen, nämlich: zwei Pedal-, zwei Trichter-, zwei Pleural-, zwei Parietal- und zwei Visceralganglien.

II. Die Ganglienzellen der pedalen, pleuralen, parietalen und visceralen Ganglien liegen auf der Peripherie der Masse; die Ganglienzellen des Trichterganglions aber nehmen eine centrale Lage in der gemeinsamen Masse der Ganglien um die Arteria cephalica ein.

III. Alle Ganglienzellen sind so gelagert, daß ihr Körper nach außen zu liegen kommt und der Achsenfortsatz nach innen in die Punktsubstanz gerichtet ist.

IV. Alle Ganglienzellen sind unipolar. Eine multipolare Zelle vom Typus Fig. 11 muß man für eine unipolare halten und ihre Fortsätze für die Verästelungen des Achsenfortsatzes, aber nicht für Dendriten.

V. Alle Achsenfortsätze der Ganglienzellen erreichen die Punktsubstanz, wo sie sich verlieren.

VI. Die Ganglienzellen bestehen nach der Nomenclatur von Schiefferdecker aus Haupt- und Nebenorganen. Die Hauptorgane sind: der Kern und das Plasma, die Nebenorgane: Nissl-Körperchen, Nervenfibrillen, Saftkanälchen u. a.

VII. Das Plasma der Nervenzellen von *Octopus vulgaris* zerfällt in zwei Schichten: a. Chromophilsubstanz oder das Endoplasma, welches einen Körnchenbau besitzt, und b. Exoplasma, eine ganz durchsichtige, homogene Flüssigkeit, welche sehr schwer färbbar ist.

VIII. Das Endoplasma besitzt Nissl-Körperchen, welche wahrscheinlich nichts andres, als eine Ansammlung von Chromophilkörnchen des Endoplasmas sind.

IX. Im Endoplasma sind immer Pigmenteinschlüsse zu treffen. Im Exoplasma kommen sie nicht vor.

X. Das Exoplasma umgibt das Endoplasma mit einer sehr dicken Schicht; manchmal tritt es sogar in das letztere ein und nimmt sogar scheinbar seine Stelle ein, indem es die Chromophilsubstanz zur Peripherie treibt.

XI. Jede Ganglienzelle von *Octopus vulgaris* wird von einer sehr dicken Schicht von Hüllgewebe umgeben. Alle Hohlräume dieses Hüllgewebes sind von Exoplasma erfüllt.

XII. Im Endoplasma befinden sich die Saftkanälchen. Das Exoplasma tritt in sie ein und tritt in Kommunikation mit dem Exoplasma, welches sich auf der Peripherie und in den Gliagewebshohlräumen befindet.

XIII. Eine derartige Anordnung der Plasmaschichten in der Ganglienzelle und im Bindegewebe an ihrer Peripherie gibt uns die Möglichkeit, ein Schema vom Bau der Nervenganglienzellen mit dem Bau einiger Radiolarien zu vergleichen.

XIV. Die Saftkanälchen existieren zweifellos in den Ganglienzellen, erscheinen aber niemals als stabiles Organ.

XV. Das Gliagewebe tritt in die Saftkanälchen der Nervenzelle und zerspaltet sich wahrscheinlich manchmal in denselben, eine Stütze den Elementen bietend. Bei der Zerspaltung kleidet es jedoch nie die Wände des Kanälchens aus. In dem Kanälchen bleibt ihr inneres Ende immer unbedeckt von Bindegewebsgebilden. Dieses Ende bezeichnen wir als den Conus des Wachstums des Kanälchens. Die Kanälchen können miteinander kommunizieren.

XVI. Die Gliaelemente zerfallen in zwei Gruppen: a. das Hüllgewebe und b. das Interstitialgewebe. Beide Gewebe sind von einer und derselben bindegewebigen Natur.

XVII. Die Gliaelemente werden aus Zelle und Faser gebildet.

XVIII. Das interstitielle Gewebe stellt entschieden das Syncytium der Glia vor. Die Gliagewebszellen sind sehr klein. Plasma ist in denselben gar nicht zu sehen. Es ist bis zum Minimum reduziert, da es wahrscheinlich zur Bildung von Gliafasern verbraucht worden ist.

XIX. Die Gliaelemente spielen nur eine Stützrolle. An den Achsenfortsätzen treten sie auch in die Punktsubstanz ein, wo sie oft auch sehr dicke, kompakte Platten bilden.

XX. Die Gliazellen treten nie in die Punktsubstanz ein.

XXI. Die ganze Nervenganglienzelle wird von einer Masse Fibrillen durchbohrt (Fig. 11, 12, 5, 10, 6, 7). Einige Fibrillen verästeln sich und bilden Netze, und einige bleiben wohl nur im Kontakt mit den andern. Alle Nervenfibrillen treten in die Punktsubstanz ein, wo sie ein Geflecht bilden.

XXII. Außer den Nervenfibrillen existiert in den Zellen auch das Nervennetz — homolog dem Golginetz von BETHE — an der Peripherie der Ganglienzelle. Dieses Netz schlage ich vor »Kontaktnetz« zu nennen. Es ist wahrscheinlich, nach HELDS Therorie, von Nervenfibrillen, die aus der Punktsubstanz austreten und die ganze Ganglienzelle umwickeln, gebildet.

XXIII. Auf solche Weise existieren bei *Octopus vulgaris* zwei pericelluläre Netze: a. das Glianetz, welches vom Hüllgewebe gebildet worden ist (nach HELD aber ist das Glianetz das Golginetz BETHES); b. das Kontaktnetz, welches (nach HELD) von den Fibrillen der Achsenfortsätze, welche aus der Punktsubstanz an die Peripherie der gleichartigen Neuronen zurückkehren, gebildet.

XXIV. Es gelang mir nicht Endknäuel oder Endfüßchen zu finden.

XXV. Die Punktsubstanz besteht aus dem Syncytium des Exoplasmas, den Nervenfibrillen und den Gliafasern. Sie bilden ein Geflecht, aber wahrscheinlich kein Netz mit drei Dimensionen. Viele Nervenfibrillen verästeln sich zweifellos in der Punktsubstanz. Alle Nervenfibrillen der Punktsubstanz zerfallen in vier Kategorien: a. sich nicht verästelnde Nervenfibrillen, welche Nervenfasern bilden; b. sich verästelnde und mit benachbarten Neuronen in Kontakt, vielleicht auch in Kontinuität tretende; c. zur Bildung von Commissuren und Connectiven dienende, zur Verbindung mit den benachbarten Ganglien und den Nervenfibrillen, die zur Bildung der oben genannten Kontaktnetze dienen.

XXVI. Das Exoplasma nimmt Anteil an der Leitung der Empfindungen, gleichwie die Nervenfibrillen, mit denen es im physiologischen Zusammenhang steht.

Die vorliegende Arbeit wurde von mir vor 3 Jahren begonnen. Viele von meinen Präparaten erhielt ich während meines Aufenthaltes in München, als ich im histologischen Laboratorium bei Prof. MOLLIER arbeitete. Ich fühle mich verpflichtet, Herrn Prof. MOLLIER meinen tiefen Dank nicht nur für seinen herzlichen und freundlichen Empfang, sondern auch für seine beständige Liebenswürdigkeit und Bereitwilligkeit, mir bei der Entscheidung dieser oder jener Frage zu helfen, auszusprechen. Besonders verpflichtet aber fühle ich mich meinem teuren Lehrer Dr. A. A. BÖHM gegenüber. Ein Teil der Zeichnungen wurde von Herrn KRAPF in München, der andre von mir selbst ausgeführt.

Villefranche s. m., 5. August 1908.

Literaturverzeichnis.

1. A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
2. A. Bochenek, Système nerveux des Gastropodes. Nevraxes. Vol. III. 1901.
3. M. Clure, The finer Structure of the Nerve Cells of Invertebrates. Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. XI.
4. Havet, Note préliminaire sur le système nerveux des Limax. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
5. H. Held, Über den Bau der Neuroglia. Abhandl. der mathem.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XXVIII. 1903.
6. — Zur Kenntnis über eine neurofibrilläre Kontinuität im Centralnervensystem der Wirbeltiere. Arch. f. Anatom. u. Entw.-Gesch. 1905.
7. E. Holmgren, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XV.
8. — Weitere Mitteilungen über die Saftkanälchen der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII.
9. — Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. Anat. Anz. Bd. XVII.
10. — Beiträge zur Morphologie der Zellen. Anat. Hefte. Bd. XVIII.
11. — Über die Trophospongien centraler Nervenzellen. Arch. f. Anat. und Entwickl.-Gesch. 1904.
12. F. Kopsch, Mitteilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. Aus der internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI. H. 3/4. 1899.
13. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1900.
14. Legendre, Sur la nature du trophospongium des cellules nerveuses de Helix. C. R. soc. Biol. T. LVIII.
15. Leydig, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
16. Maresch, Zeitschr. f. Allg. Pathol. und pathol. Anat. Bd. XVI. Nr. 16/17. 1905.
17. H. Merton, Über den feineren Bau der Ganglienzellen von Tethys leporina. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII. 1907.
18. F. Nansen, Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anz. Bd. III. 1888.
19. Nissl, Die Neuronenlehre. Jena 1903.
20. Owsjanikoff u. Kowalewsky, Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mémoires de l'académie impér. de S. Pétersb. 1867.
21. Pflücke, Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Diese Zeitschr. Bd. L. 1895.
22. Ramón y Cajal, Une Méthode simple pour la coloration élective du reticulum protoplasmatique et ses résultats dans les divers centres nerveux. Biblgr. anat. Revue des travaux en langue française. T. XIV. 1905.

23. Retzius, Punktsubstanz, Nervöses Grau und Neuronenlehre. Biol. Unters. Neue Folge. XII. 1905.

24. Rohde, Die Ganglienzellen. Diese Zeitschr. Bd. LXIV.

25. — Ganglienzellen und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

26. — Zum histologischen Wert der Zelle. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII.

27. — Ganglienzellen, Achsencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.

28. Schiefferdecker, Neurone und Neuronenbahnen. Leipzig 1906.

29. H. Schultze, Die fibrilläre Struktur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879.

30. Smidt, Ganglienzellen in der Schlundmuskulatur von Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII. 1901.

31. — Über die Darstellung der Begleit- und Gliazellen im Nervensystem von Helix. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV. 1900.

32. L. Stieda, Studien über den Bau der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.

33. J. Uexkull, Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXVIII, XXX, XXXI.

34. A. van Gehuchten, L'état actuell de la doctrine des neurones. Nederlandsch Tijdschr. voor Geneskunde. Jaarg. 1905.

35. M. Wolff, Neue Beiträge zur Kenntnis des Neurons. Biolog. Centralb. Bd. XXV.

36. Lenhossék, Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. 1896. Bd. XLVII.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

axf, Achsenfortsatz;
cnz, Kontaktnetz;
endpl, Endoplasma;
expl, Exoplasma;
glf, Gliafasern;
glk, Gliakern;
gln, Glianetz;
glpl, Gliaplatten;
glz, Gliazelle;
gngz, Ganglienzelle;
k, Kern;
knf, Fibrillenknäuel;
nf, Neurofibrillen;
nlkr, Nisslkörperchen;
nnz, neurofibrilläres Netz;
pge, Pigmenteinschlüsse;
plf, Plasmafortsatz;
ptsz, Punktsubstanz;
sglz, sternförmige Gliazelle;
sfkn, Saftkanälchen.

Tafel IX.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Subösophagealganglienmasse von *Octopus vulgaris*. Die Lage der Zellen und Kerne ist etwas schematisiert. *A*, Brachialbezirk; *B*, Trichter; *C*, Pleural-, *D*, Parietal- und *E*, Visceralbezirke. Fix.-Sublimat. Färbung: Heidenhain Eisenhämatoxylin. Apochr. Z. A*. Oc. 8. Zeichenapparat Abbé.

Fig. 2. Kontaktnetz. *cnz*, Kontaktnetz; *k*, Kern; *gngz*, Ganglienzelle; *gngz a*), die Stelle, wo die Oberfläche des Kontaktnetzes heruntergeschnitten; *gngz*(*b*), der Punkt, wo das Kontaktnetz den ganzen Leib der Ganglienzelle umhüllt. Ramón y Cajal. Fix. Alc. + Amm. Reduktion Pyrogallsäure. Imm. 3,0. Oc. 4.

Fig. 3. Eine große Nervenganglienzelle. *k*, Kern; *glz*, Gliazelle, im Exoplasma der Zelle gelegene glz_1, auf dem Achsenfortsatz; *pge*, Pigmenteinschlüsse; *endpl*, Endoplasma; *expl*, Exoplasma. Im Achsenfortsatz sind wieder Nervenfibrillen zu sehen. Fix.: Hermannsche Flüssigkeit. Färbung: Heidenhain Häm. Or. Fuchsin-S. Imm. 3,0. Oc. 8.

Fig. 4. Eine Gruppe Ganglienzellen. *glf*, Gliafasern; *glz*, Gliazelle; *A*, große Ganglienzellen; *B.C.K*, mittlere Ganglienzellen; *E.D*, kleine Ganglienzellen; *endpl*, auf Zelle *B* wird vom (*expl*) Exoplasma an die Peripherie gerückt. *expl*, in Zelle *A* tritt sehr klar in den Achsenfortsatz. Hermannsche Flüss. Färbung: Hämatox. Heidenhain. Eosin. Imm. 3,0. Oc. 6.

Fig. 5. Große Ganglienzelle. Nisslkörperchen (*nlkr*) sehr scharf gefärbt. Überall zwischen ihnen ist das feine Neurofibrillennetz zu sehen (*nn.z*). Nervenfibrillen (*nf*) ohne jegliche Anastomosen *n* verlaufen am Achsenfortsatz. Nach Joris. Fix.: Salpetersäure. Imm. 2,0. Oc. 8.

Fig. 6. Ein Teil einer großen Nervenzelle. Peripherische Schicht. Die Nervenfibrillen (*nf*) scheinen parallel zu verlaufen. Ramón y Cajal. Fix.: Abs. + am. Arg. nitr. 3 %. Thermost. 38° C. Reduktion Pyrogallsäure. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 7. *A.B.C.D*, Gruppe von großen Nervenzellen. Das intercellulare Nervennetz gut zu sehen (*nnz*). Die Nervenfibrillen des Achsenfortsatzes sehr gut zu sehen auf *D* (*nf*). Ramón y Cajal, die Behandlung wie Fig. 6. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 8. Zwei nebeneinander liegende große Ganglienzellen (*A* und *B*). Gliafasern umgeben wie die eine so die andre (*glf*). Im Punkt *glzx* tritt die Gliazelle mit der Faser in das Endoplasma. Beide Zellen werden durch Saftkanälchen durchbohrt (*sfkn*). Fix.: Flemmingsche Flüssigkeit. Färbung: Hämatox. Heidenhain Orange-Fuchsin-S. Imm. 3,0. Oc. 8.

Fig. 9. Große Ganglienzelle. Das Exo und Endoplasma treten scharf hervor (*expl*) (*endpl*). Im Exoplasma eine Masse von Gliafasern und Gliazellen. Fix.: Hermannsche Flüssigkeit. Färbung: Hämatox. Heidenhain. Orange. Fuchsin-S. Imm. 3,0. Oc. 6.

Fig. 10. Dasselbe wie Fig. 5.

Fig. 11. Große Ganglienzelle mit Protoplasmafortsätzen auf dem Achsenfortsatz. Die Nervenfibrillen verästeln sich (*nnz*). *plf*, Plasmafortsatz; *axf*, Achsenfortsatz. Nach Bielschowsky. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 12. Dasselbe wie Fig. 11. Um den Kern ist ein Riß, entschieden während der Reduktion entstanden. *enz*, endocelluläres Nervennetz; *nf*, Neurofibrillen.

Tafel X.

Fig. 13. *A.B*, Zwei mittlere Ganglienzellen. Sehr scharf ist das Glianetz, welches beide Zellen umgibt und in dieselben eintritt, zu sehen (*gln*). Auf der Zelle *B*. im Punkt *glwsk* tritt das Zerspalten der Gliafasern hervor. Vielleicht

sind das die Wände des Saftkanälchens. Nach BIELSCHOWSKY. Gliamodifikation. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 14. Große Ganglienzelle. Glianetz (*gln*), welches die ganze Zelle durchzieht. Behandlung wie Nr. 13. Imm. 2,0. Oc. 8.

Fig. 15. Mittlere Ganglienzelle. Glianetz (*gln*). Behandlung wie oben. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 16. Große Ganglienzelle. Glianetz (*gln*). Behandlung wie oben. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig. 17. Gruppe mittlerer Ganglienzellen. Zwischen ihnen sind Gliakerne zerstreut. Im Punkt *glf*(*x*) scheint es, daß die Gliafaser aus dem Kern heraustritt. Oben Gliazelle mit sternförmigem Kern, *sglz*. Behandlung nach MARESCH. Imm. 2,0. Oc. 12.

Fig. 18. Ein Bezirk der Punktsubstanz. Scharf sind die Gliafasern gefärbt, welche Gliaplatten gebildet haben (*glpl*). Das übrige Netz sind Nervenfibrillen (*nf*). Behandlung nach BIELSCHOWSKY. Imm. 2 0. Oc. 8.

Fig. 19. Eine Gruppe kleiner und mittlerer Ganglienzellen, welche vom Kontaktnetz umgeben sind (*cnz*). Die Fasern dieses Netzes treten mit dem Achsenfortsatz (*axf*) in die Punktsubstanz (*ptsz*). Die Zeichnung vom gleichen Präparat und Schnitt wie Fig. 2. Also auch dieselbe Behandlung. Imm. 2,0. Oc. 6.

Fig 20. Die interstitiellen Gliafasern, welche zwischen den Gruppen von Ganglienzellen durchziehen (*instglf*). Zwischen den Fasern sind Gliakerne (*glk*) zu sehen. Gliamodifikation von BIELSCHOWSKY. Imm. 2,0. Oc. 4.

Fig. 21. Ein feines Glianetz bedeckt die ganze Ganglienzelle. Das Bild gleicht auffallend dem von HELD angeführten. Gliamodifikation von BIELSCHOWSKY. Imm. 3,0. Oc. 7.

Fig. 22. Zwei Ganglienzellen mit knäuelförmigen Erweiterungen der Fibrillen (*knf*). Gleichen den Endfüßchen von HELD. Behandlung nach BIELSCHOWSKY. Imm. 3,0. Oc. 4.

Die Mundteile der Vespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie über einen Stiboreceptor der Uroceriden.

Von

Reinhard Demoll,

Assistent an dem zool. Institut der Universität Gießen.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Freiburg. i. Br.)

Mit Tafel XI und 9 Figuren im Text.

Anschließend an meine Arbeit über die Mundteile der solitären Apiden, schien es mir lohnend, auch andre Familien der Hymenopteren in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, einmal, um vergleichend festzustellen, welche gemeinsamen Charaktere sich bei einander fernstehenderen Familien wiederfinden, und dann, um die Formverschiedenheiten dieser einzelnen Teile sowohl wie auch der Mundteile im ganzen in Verbindung mit der Lebensweise der Tiere zu betrachten. Freilich ist unsre Kenntnis über die Biologie der Imagines trotz der eifrigen Forschungen von Ratzeburg, Fabre u. a. teilweise noch recht lückenhaft. So konnte ich hinsichtlich der Ernährung der Uroceriden nur eine in Form einer Vermutung ausgesprochene Äußerung bei Bechstein finden, die auch Ratzeburg zitiert, daß nämlich die Tiere sich von andern Insektenimagines ernähren. Abgesehen von den Mandibeln, spricht jedoch der ganze Bau der Mundteile entschieden dagegen. Und man darf wohl mit Bestimmtheit behaupten, daß auch diese Tiere sich von flüssigen Nahrungsstoffen ernähren. Die Umbildung und Ausbildung eines bestimmten Charakters ist hier so ausgesprochen, daß selbst auf die spezielle Nahrungsquelle mit einiger Sicherheit geschlossen werden darf. Denn nicht nur, daß offen dargebotene Flüssigkeit allein erreicht werden kann, läßt sich dem Bau der Mundteile entnehmen; einiges deutet weiter darauf hin, daß zähflüssige Substanzen, also vermutlich Baumsäfte, wie Harze usw., hier als Nahrung in Betracht kommen. Und es scheint mir nun auch insofern die Untersuchung lohnend, als sie da, wo die biologische Beobachtung mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, dieser einige Handhaben bei Verfolgung ihres Zieles zu geben vermag.

Soziale Vespen (V. crabro, germ. vulg. med.).

Der Mundeingang wird von oben überlagert von den beiden kräftigen Mandibeln, der Oberlippe und dem Epipharynx. Der scharfe Vorderrand der Mandibeln läuft in vier spitze Höcker aus, denen sich noch drei weitere, an der Innenfläche gelegene hinzugesellen (Fig. 1). Die Oberlippe ist kurz und auch auf der Innenseite in ihrem vorderen Teil chitinisiert. Der Epipharynx ist wie bei fast allen Hymenopteren mit Ausnahme der solitären Apiden stark chitinisiert und namentlich am Rande dicht mit Borsten und Sinneshaaren besetzt. Von unten wird der Pharynxeingang von dem Hypopharynx gebildet. Es ist dies ein feiner, häutiger, dreieckiger Zipfel, dessen Basis von vorn gesehen noch von einer halbmondförmigen Hautfalte verdeckt wird (Fig. 1). Jedenfalls ist auch dies Gebilde noch dem Hypopharynx zuzuzählen.

Meine Zweifel, ob man bei den solitären Apiden überhaupt noch einen Teil des Mentum als Hypopharynx ansprechen darf, wie es Breithaupt und Hilzheimer getan haben, haben sich als begründet erwiesen. Bei den Vespen finden wir ihn noch in Gestalt des erwähnten dreieckigen, häutigen Lappens, der bei den Apiden gänzlich verschwunden ist, während nur die quere, halbmondförmige Hautfalte sich dort noch finden läßt, wenn auch in stark reduzierter Form. Da nun das Mentum, und besonders das Dach desselben, denn hierauf kommt es eben an, bei den Vespen im wesentlichen denselben Bau zeigt, wie bei den Apiden, dort aber der Hypopharynx bei seinem Aufbau nicht beteiligt ist, sondern als isoliertes Gebilde am Pharynxeingang liegt, so ist auch kein Grund vorhanden, anzunehmen, daß bei Apiden der Hypopharynx in den Aufbau des Mentumdaches einbezogen ist, und sich bis vor zu dem Ausgang der Speichelampulle erstreckt. Die Verhältnisse bei den Vespen führen zu demselben Schluß, wie auch die früher angestellten Erwägungen, daß der Hypopharynx der Apiden bis auf einen kleinen Querwulst am Pharynxeingang rückgebildet ist. Daß der Hypopharynx bei den Apiden funktionslos wurde, führe ich auf das Häutigwerden des Epipharynx in dieser Gruppe zurück, indem dieser dadurch jenen funktionell vertreten konnte. Bei den übrigen Hymenopteren hat dagegen der stark chitinisierte Epipharynx an Stelle der kaum entwickelten Oberlippe an der Bildung der hinteren, oberen Partie des Saugrohres teilzunehmen (Textfig. 2, 3).

Bei den Apiden tritt hierfür entweder die lange Oberlippe (Bauchsammler) ein, oder es reichen infolge des kurzen Stipes die sich gegenseitig überlagernden Galeae bis nahe an die Segelhalter und mithin an die Kehlhaut heran. Es tritt also bei den Apiden ein Funktionswechsel in dem Sinne ein, daß der Epipharynx funktionell den Hypopharynx und die stark entwickelte Oberlippe, bzw. die weit nach unten reichenden Galeae den Epipharynx der übrigen Hymenopteren vertritt.

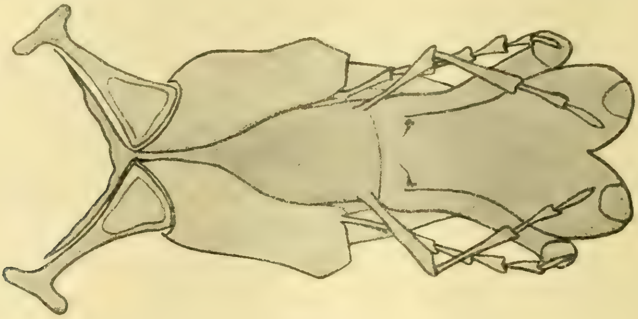
Der Cardo besteht aus einem flachen Chitinstück, das sich nach dem Stipes zu stark verbreitert, und dem oben ein walzenförmiger Gelenkknopf aufsitzt (Textfig. 1). Von der Seite gesehen, erscheint er als schmale Spange (Fig. 2 u. Textfig. 2). Seine Verbindung mit dem Stipes stellt ein einfaches Gelenk dar, indem er in eine seichte Rinne desselben eingelassen ist. Zu dem Submentum, das eine häutige Degeneration eingegangen hat, tritt er in keine gelenkige Verbindung, wie es bei den Apiden der Fall ist.

Der Stipes ist etwa längsoval. Seine Innenfläche ist nur in der unteren Hälfte stärker chitinisiert (Fig. 2). Dieser setzt sich nach vorn der sechsgliedrige Kiefertaster an. Die Laden der ersten Maxillen machen an ihrer Basis eine Drehung, so daß sie horizontal zu liegen kommen und so das Mentum und die Glossa an ihrer Basis von oben her decken, während der Stipes selbst vertikal steht (Textfig. 2, 3). Die Lamina int. ist eiförmig (Fig. 2) und trägt an dem stärker chitinisierten Innenrand (bei horizontaler Lage orientiert) eine Reihe langer, starrer Borsten. Ebenso sind die Außenladen mit Borsten dicht übersät, so daß die Übersicht zunächst etwas erschwert wird. Im genaueren zeigt sich die Lam. ext. aus zwei Blättern zusammengesetzt (Fig. 2 u. 3, *LE*(*e*) u. (*i*)). Das äußere Blatt zeigt nach vorn eine Gliederung in einen größeren Basalteil und ein hierzu bewegliches Endstück. Beide sind an ihrem oberen bzw. inneren Rande mit einer dichten Reihe langer, starrer Borsten besetzt, während diese am Unterrand etwas vereinzelt, aber in um so bedeutenderer Größe vorkommen. Die Unterfläche ist, wenn man von den Randbezirken absieht, mit zahlreichen Sinneskegeln übersät (Fig. 3). Auch das innere Blatt, das als eine Neubildung aufzufassen ist, trägt am inneren Rand eine starke Borstenreihe, während diese lateral weniger entwickelt ist.

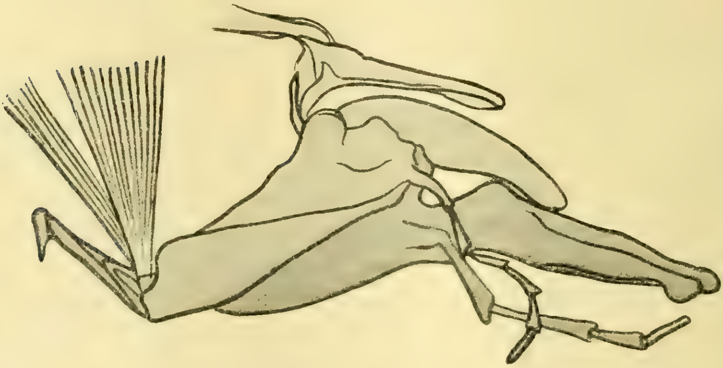
Das Submentum habe ich bereits als weichhäutiges, von der Kehlhaut sich kaum mehr absetzendes Gebilde beschrieben. Die Form läßt sich aus Fig. 8 ersehen.

Das Mentum besteht aus einer stark chitinisierten, hinten nieder abgeschlossenen Rinne und aus dem mannigfach differenzierten Dach.

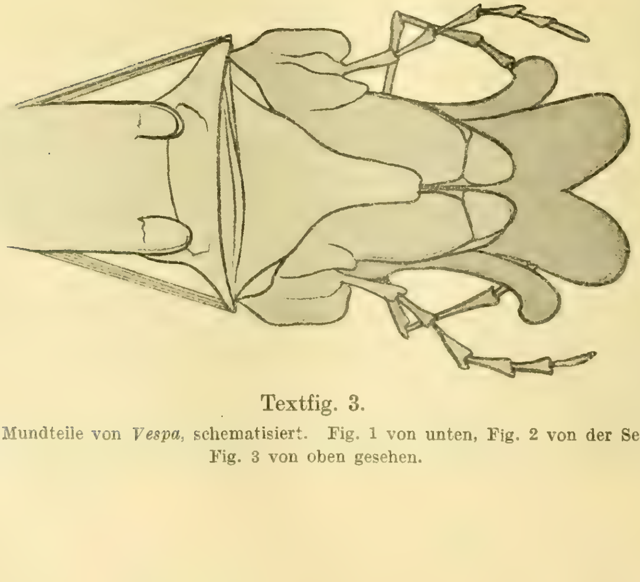
Die Rinne gewinnt nach hinten an Tiefe (Fig. 4). Im letzten Drittel jedoch fällt der obere Rand plötzlich steil ab, um sich schließlich unter



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Die Mundteile von *Vespa*, schematisiert. Fig. 1 von unten, Fig. 2 von der Seite, Fig. 3 von oben gesehen.

geringer Neigung dem Boden in der Medianebene ganz zu nähern (Fig. 4 u. 5), so daß der Speichelgang, ohne anzusteigen, direkt nach hinten aus dem Mentum austreten kann. Wie aus Fig. 5 weiter zu ersehen, lädt die höchste Partie des Mentum etwas nach außen aus. An diese Stelle setzt auch der Segelhalter in lockerer Verbindung an. Seine Lage in Fig. 2 läßt erkennen, welche Teile des Stipes dieser obersten Partie des Mentum anliegen. Von dem höchsten Punkt des Mentum zieht nun ein sehr regelmäßig gezahnter Kamm (Fig. 4 u. 5, *K*) nach vorn zur Basis der Glossa. Eine Betrachtung von oben lehrt, daß der Verlauf kein geradliniger ist, sondern daß die beiden Kämme zunächst konvergieren, dann parallel verlaufen, um schließlich nach innen rückwärts ineinander überzugehen. Diese Übergangsstelle ist jedoch bei *V. crabro* nur noch mit sehr kurzen Zähnen besetzt; bei andern Arten ist sie sogar völlig zahnfrei. Sie liegt wesentlich tiefer als die übrigen Stellen des Kammes, wie denn überhaupt in der Medianebene eine tiefe Furche zwischen den beiderseitigen Kämmen von vorn bis hinten einschneidet. Teilt man das Mentum durch einen Mediansagittalschnitt in zwei Hälften und betrachtet es von der Innenseite, so sieht man, daß der Kamm nicht frei hervorragt, sondern daß er zunächst noch verdeckt wird durch eine dünne Hautfalte, die median von ihm in gleiche Höhe emporspringt. Wie Fig. 5 erkennen läßt, liegt diese Hautfalte (*H*) dem Kamm dicht an. Nach vorn sitzt der Kamm der starren Chitinrinne des Mentum nicht direkt auf, sondern er ist durch einen federnden Apparat, der ihm eine gewisse Bewegungsfreiheit gewährt, mit diesem verbunden. Von der Seite läßt sich nur eine Einbuchtung erkennen (Fig. 4 *E*), die der etwas vertikal gestellten Schleife des Apparates entspricht. Von oben gewahrt man, daß diese halb vertikal stehenden Schleifen (*T*) median durch eine Verbindungsspange miteinander in Beziehung treten. Diese Spange läuft dicht über der Speichelampulle hinweg (deren Eingang durch einen Pfeil angedeutet ist), und zwar direkt vor dem Dilatator der Ampulle (Fig. 4, 5, m_6). Weiter verläuft das Ende der Schleifen zunächst nach vorn außen und geht dann in die Seitenwand des Mentum nach unten rückwärts über. Der ganze Apparat erscheint glashell, wie alle die Teile, die als Verbindungsstücke zweier Chitingebilde starke Bewegungen gegeneinander ausführen müssen. Die Bewegung, die in diesem Falle ermöglicht werden soll, besteht in einem Hin- und Herziehen des Kammes. Hierbei wird das Zurückziehen durch einen langen, kräftigen Muskel (m_5) bewirkt, der an dem caudalen Ende der Gula entspringt und sich an dem oberen Bogen der Schleife inseriert.

Ob der Kamm vermöge der Elasticität und Spannung der Chitinteile und besonders des Tragapparates wieder in seine ursprüngliche Lage zurückkehrt, oder ob auch hier ein Muskel in Aktion tritt, darüber konnte ich mir nicht ganz klar werden. Einerseits möchte ich vermuten, daß die Elasticität hierzu ausreicht, anderseits fand ich aber einen Muskel, der von dem Boden des Mentum schräg nach hinten, oben zieht (Fig. 4 m_2). Seine Funktion kann nur darin bestehen, daß er die Rückwand des Mentum dem Boden etwas nähert und somit den Kamm nach vorn bringt. Alle die genannten, wie auch die noch zu erwähnenden Muskeln sind paarig vorhanden.

Die Speichelröhre (*Sp*) zieht in mehr oder weniger geschlängeltem Verlauf durch das Mentum hindurch und erweitert sich in dem vorderen Drittel desselben zur Speichelampulle. Diese verläuft leicht gebogen nach oben und öffnet sich an der Basis der Glossa (Fig. 4* u. Fig. 5 ➳). Am Dach derselben setzt der bereits erwähnte Dilatator (m_6) an, der beiderseits nach oben hinten, nach dem caudalen Ende des Kammes verläuft.

Die Glossa scheint in ihrem vorderen Teil fein gegliedert, indem die Haare in regelmäßigen Querreihen ihre Oberfläche bedecken. Die Haare sind nach ihrer Spitze zu etwas verbreitert und nahezu rechtwinkelig nach außen umgebogen (Fig. 4), ein Verhalten, wie man es bei niederen Apiden häufig findet. Die Spaltung der Glossa in zwei Lappen darf wohl als Beleg für die paarige Entstehung gelten, darf jedoch anderseits nicht als ein Zeichen von geringer Entwicklungshöhe aufgefaßt werden. Es scheint, daß hier diese Form zweckdienlicher ist, als eine durch Verschmelzen der beiden Teile entstandene, wie man sie schon bei den niedersten Apiden, bei den Tenthrediniden und Uroceriden vorfindet. Die Unterseite der Glossa ist nur schwach behaart. Lateral läuft ein Saum von Haaren, die sich bei *V. crabro* zu einer schwach entwickelten Borstenreihe umgewandelt haben, dem Rande parallel. In der Vorderhälfte liegen die ventrale und dorsale Wandung so dicht einander auf, daß der Hohlraum der Glossa, der an der Basis ein ganz beträchtlicher ist (Fig. 4), nach vorn zu einem schmalen Spalt reduziert wird, um schließlich ganz zu verschwinden. Dies gilt für den Bezirk der Löffelchen, worunter ich die beiderseitigen abgerundeten Chitinverdickungen am Vorderrande der Glossa und der Paraglossen verstehe, ohne jedoch hiermit diese Gebilde dem Löffelchen der Apiden homologisieren zu wollen.

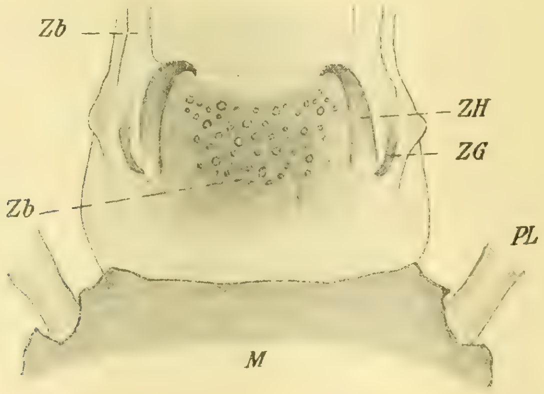
Die Löffelchen sind nach oben etwas konkav und am Vorderrande reich mit Sinneskegeln besetzt. Im übrigen setzt sich die Behaarung der Glossa auf ihre Oberfläche ohne Modifikation fort. Dasselbe gilt auch für die Löffelchen der Paraglossen. Funktionell sind sie alle den Löffelchen der Apiden gleichzusetzen, morphologisch haben sie jedoch nichts miteinander gemein. Denn bei den niederen Apiden ist ein solches Gebilde noch nicht vorhanden, und es entwickelt sich erst innerhalb der Familie der Apiden, nachdem die Glossa schon die für die höheren Arten charakteristische Doppelröhrenform erreicht hat. Man hat es demnach hier mit Convergenzerscheinungen infolge Anpassung an ähnliche Bedingungen zu tun. Und zwar tritt ein solches Gebilde bei den Vespen und Bienen dreimal unabhängig voneinander auf. Einmal an der Glossa und den Paraglossen der Vespen; dann an den Paraglossen von *Prosopis* und *Colletes*, und schließlich an der Glossaspitze der höheren Apiden. Nicht unwahrscheinlich ist es noch, daß auch *Prosopis* und *Colletes* voneinander zu trennen sind, so daß dann die Convergenz viermal vorhanden wäre.

Die Behaarung der Glossa setzt an der Basis scharf ab. Es folgt dann bei *V. crabro* in der Medianebene ein kleines Feld dichtstehender Borsten und hinter diesem die Ausmündungsöffnungen einzelliger Drüsen (Fig. 5). Bei andern (*V. vulg.*) liegen diese Drüsen etwas weiter nach vorn (Fig. 4). Die Chitinverdickungen lassen nahezu alle Einzelheiten erkennen, wie sie die Apiden zeigen. Zunächst das Zungengrundhorn, eine dorsal gelegene, paarige Chitinplatte (Fig. 5 *ZG*), die in der Längsrichtung der Zungenbasis eingefügt ist und seitlich senkrecht nach unten ein Horn entsendet (Fig. 4 *ZG*), das mit einer ventralen Chitinplatte, die dem Zungenbein der Apiden homolog ist und daher auch diesen Namen beibehalten mag (*Z.b*), in Verbindung tritt (bei *V.*). Die dorsalen Basalstücke dieses Zungengrundhorns konvergieren zunächst nach hinten etwas, geben jedoch dann der Speichelampulle Raum, indem sie auseinander weichen und schließlich nach hinten abwärts ein glashelles und daher biegsames Horn entsenden, das sich mit einer nach vorn sich allmählich verlierenden Chitinplatte (*Ch*) in Verbindung setzt (bei ** in Fig. 4). Diese Platte zeigt zu beiden Seiten der Ampulle drei stark chitinisierte Gräten, von denen die eine horizontal nach vorn, die andre nach vorn oben und die dritte nach vorn unten zieht. Alle drei verlieren sich jedoch bald. Diese beiderseitigen Chitinteile sind durch ein medianes Stück, das unter der Ampulle hinzieht, miteinander verbunden. Nach hinten ist dies Chitingebilde scharf abgegrenzt und ergibt von oben gesehen das in Fig. 5 wiedergegebene Bild (*Ch*). An der nach oben ziehenden Chitinspange setzt der Muskel m_4 (Fig. 4) an, der neben und lateral von dem Dilatator der

Ampulle (m_6) entspringt und daher auf dem optischen Längsschnitt Fig. 4 von diesem größtenteils verdeckt wird. An der nach unten vorn ziehenden Spange setzt der Muskel m_3 an, der an dem caudalen Teil des Mentumbodens oriert.

Vergleicht man diese Befunde mit den bei den Apiden gemachten, so ergibt sich, daß die ziemlich isolierte und mit der Zungenbasis durch das Zungengrundhorn in gelenkiger Verbindung stehende Chitinplatte, dem Muskelansatz nach zu schließen, bei den Apiden ihr Homologon findet. Doch ist sie dort mit der Glossabasis zu einem einheitlichen Apparat, der Schere, verschmolzen, die freilich an einer Stelle eine hohe Biegungsfähigkeit besitzt, die funktionell und wohl auch morphologisch dem biegungsfähigen, caudalen Horn gleichzusetzen ist.

Auch an dem ventralen Teil der Glossa lassen sich alle Chitinteile mit denen der Apiden homologisieren, wenn auch das Zungenbein in seiner Ausbildung nach vorn sehr schwach entwickelt ist und sich bald ganz verliert, so daß der vordere Teil des Zungenbeins, d. h. der Teil, der vor das Zungengrundhorn zu liegen kommt, dem Zungenbein der Apiden jedenfalls nicht analog sein kann. Textfigur 4 zeigt die Zungenbasis von unten. An das Mentum schließt sich breit eine stark chitinisierte Platte, die in der mittleren Partie reich mit Sinnesgruben besetzt ist, und deren beide Seiten von zwei hakenartigen Leisten flankiert werden (*ZH*). Diese den Zungenbeinhörnern der Apiden gleich zu setzen, besteht kein Grund. Nach vorn setzt sich diese Platte



Textfig. 4.

Zungenbasis, von unten. *M*, Mentum; *PL*, Zungentaster; *ZG*, Zungengrundhorn; *ZH*, Zungenbeinhorn; *Zb*, Zungenbein.

zu beiden Seiten in eine nur schwer erkenntliche und sich kaum von der Umgebung abhebende Chitinspange fort, die sich, wie bereits erwähnt, schnell ganz verliert. Die Verbindungsstelle der Zungengrundhörner (*ZG*) mit dem Zungenbein (*Zb*) liegt an der Basis der Chitinhaken. An der Zungenbeinplatte inseriert ein auch bei den Apiden paarig vorhandener Muskel (Fig. 4, 5 m_1), der in zwei Partien an dem caudalen Teil des Mentumbodens entspringt; und zwar hat die mediale Partie zunächst einen etwas divergierenden Verlauf (Fig. 5), während die lateralen Teile einander parallel ziehen.

Die Paraglossen bieten, abgesehen von den bereits besprochenen Löffelchen, nichts Besonderes. An ihrer Basis zeigen sie eine schuppenartige Verdickung, die an ihrem medialen Rand ein kleines Feld dichter Borsten trägt.

Auch von den Zungentastern, die die Glossa überragen, ist nicht viel zu erwähnen. Die einzelnen Glieder sind noch vollständig rund; das erste und zweite übertrifft die beiden letzten wesentlich an Länge. Das zweitletzte ist stets durch eine starke, hakenförmig gebogene Borste ausgezeichnet, der eine schwächere, gerade gestreckte gegenüber steht.

Funktion der Mundteile.

Um über die Funktion der Zunge einiges zu erfahren, setzte ich Wespen einen Tropfen einer stark färbenden Flüssigkeit vor (Farbstoffe mit Zucker, Heidelbeerkompotte) und konnte auf diese Weise beobachten, welche Teile mit der Flüssigkeit in Berührung gekommen waren und welche nicht. Hierbei ergab sich folgendes: Benetzt wird von den zweiten Maxillen die äußerste Spitze des letzten Zungentastergliedes, die Zunge- und die Paraglossenoberseite, soweit die Haare reichen, die Löffelchen, jedoch nur auf der Oberseite. Seitlich setzen sich die benetzten Flächen mit scharfer Grenze gegen die nicht benetzten ab. Ferner werden benetzt der dorsale Teil der Zungenbasis, bis in die Öffnung der Speichelampulle, die Borsten daselbst, die Kämme und die Nische zwischen beiden Kämmen. Ferner findet sich bei nicht rein flüssiger Nahrung eine Ansammlung feingeschrotener Körnchen in dem proximalen Teil dieser Nische. An den ersten Maxillen findet man nur geringere Hinweise auf Benetzung, und zwar auf der medialen Oberseite der Taster, auf der ventralen Seite der Lam. int. und ext. und besonders stark an den Borstenreihen dieser Gebilde und schließlich noch, ebenfalls ziemlich intensiv, auf dem Hypopharynxlappen.

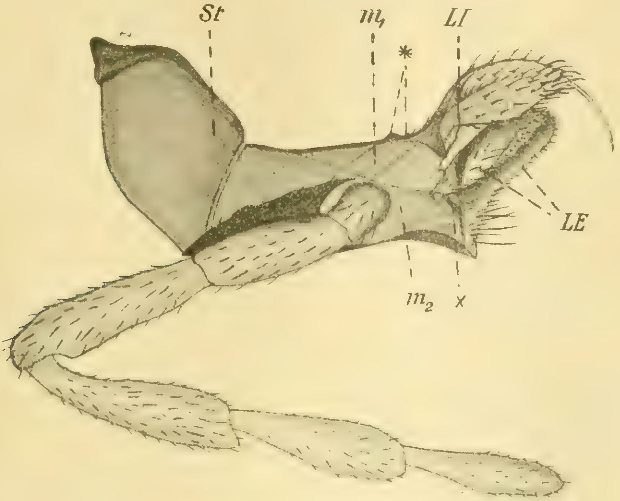
Daß bei der Nahrungsaufnahme, wie eben gezeigt, nur ein ganz circumskripter Teil der Zunge benetzt wird, nämlich nur die Oberfläche und die obere Hälfte der Seitenflächen, und daß ferner die Löffelchen, trotz ihrer exponiertesten Lage an der Spitze der Glossa und der Paraglossen, dennoch nur dorsal und nicht auch ventral benetzt werden, dies zeigt, wie überaus fein die Zunge funktioniert, daß sie nicht einfach in die Flüssigkeit hineingehängt wird, um dann zurückgeschlagen und abgesaugt zu werden, sondern daß alle aufzunehmende Flüssigkeit vorn von der äußersten Spitze aus aufsteigt und somit auch stets zunächst die Löffelchen als die Pförtner passieren muß. Nur so ist es möglich, daß die Unterseite frei bleibt, da hier infolge des Mangels von Haaren die Adhäsion nicht imstande ist, die Flüssigkeit zu heben, während anderseits die mit Schmeck- und Tasthaaren reich besetzten Löffelchen erst hierdurch dieselbe hohe funktionelle Bedeutung erlangen, wie sie den Löffelchen der Apiden zukommt.

Der Saugakt gestaltet sich demnach bei den Wespen folgendermaßen. Die Flüssigkeit steigt zunächst infolge der durch die Zungenhaare erhöhten Adhäsion auf dem Zungenrücken auf. Hat sich die Zunge nun mit der Flüssigkeit beladen, so wird sie umgeschlagen. Dadurch kommt sie in das von dem Mentum, den ersten Maxillen und dem Hypopharynx gebildete Saugrohr zu liegen (Textfig. 2, 3), und die Nahrung kann nun von der Zunge abgesaugt werden. Befinden sich feste Bestandteile hierbei, oder werden solche in trockenem Zustand direkt mit den Mandibeln und weiter mit den Laden der ersten Maxillen aufgenommen, sind aber zu groß, um direkt verschluckt oder den Larven als Nahrung vorgesetzt zu werden, so werden sie zwischen dem wie eine Säge hin und her bewegbaren Kamm und der diesem direkt aufliegenden ebenfalls bewegbaren Borstenreihe der Lam. ext., und zwar des inneren Blattes derselben, zunächst fein zermahlen (Fig. 3 *LE*).

Tenthrediniden (Macrophya, Allantus nothus).

Die Oberlippe ist mäßig stark entwickelt; die Mandibeln sind kräftig, mit drei Höckern versehen, wovon der oberste besonders lang und spitz ist. Der Epipharynx ist herzförmig und mindestens so stark chitinisiert wie die Oberlippe. Eine merkwürdige Formation zeigt die erste Maxille, besonders in ihren vorderen Teilen, den Laden.

Der Cardo (Textfig. 5) ist überaus stark verbreitert, schaufelförmig, und spitzt sich nach dem proximalen Ende hin ziemlich unvermittelt zu. Bei *Allantus* ist dieser Teil griffartig ausgezogen. Der Stipes ist fast nur an der lateralen Wand chitinisiert, während medial nur ein schmales Dreieck hinter der Tasterbasis eine stärkere Chitinisierung aufweist. Zwischen den beiden Blättern verlaufen zwei kräftige Muskeln (m_1 und m_2), die der Bewegung der Laden dienen. Während jedoch bei den Apiden und Wespen beide Muskel an der Lamina ext. inserieren, verläuft hier der eine Muskel (m_1) zu der wohl entwickelten Lam. int. In der vorderen unteren Hälfte setzt medial am Stipes der relativ sehr lange sechsgliedrige Taster mit sehr kurzem Basalglied an. In Ruhelage zeigt er spitzwinkelig nach hinten, so daß das Endglied die Lade nicht viel überragt. Die Laden zeigen in ihrer feineren Struktur bei den verschiedenen Gattungen größere Differenzen. Sehr hoch scheinen sie bei *Macrophya* entwickelt zu sein, und ich habe daher auch der Abbildung diese Gattung zugrunde gelegt. Die Lam. int. besteht hier aus einem ovalen, nach vorn sich verjüngenden Blatt, dem an seiner Spitze noch ein langer, sichelförmiger, nicht sehr stark chitinisierter und sehr durchsichtiger Fortsatz aufsitzt. Gesteift wird diese Lade durch eine mittlere und eine am medialen Rand verlaufende Chitingräte. An der Basis findet sich eine sattelförmige Vertiefung (*), die durch eine caudal gelegene Chitinvorwulstung des oberen Randes entsteht. Diese Stelle, sowie das medial herabreichende Chitinhorn dient dem Muskel m_1 zum Ansatz. Die Bewegung der Lade findet in dem Sattel und etwas caudal davon statt, und besteht in einem



Textfig. 5.

Macrophya rust. ♀. Max. I von innen. m_1, Muskel, der die Lam. int. ventralwärts zieht; m_2, Retractor der Lam. ext.; *, Gelenk der Lam. int.; x, Spange, an der m_2 ansetzt.

ventralen Abwärtsführen des Lam. int. In Ruhelage bildet sie mit der Vertikalebene einen Winkel von etwa 40—50°. Ihre Innenfläche sowie der obere Rand sind mit Borsten reich besetzt.

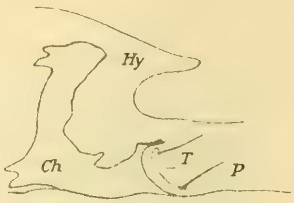
Die Außenlade zeigt die Gestalt einer nach vorn unten offenen Haube. Die Außenseite dieser Haube trägt zahlreiche starre Borsten, die nach oben feinsten, basalwärts blättchenförmig sich verbreiternden Haaren Platz machen. Der Innenrand ist mit mehreren Reihen kleiner Sinneskegel besetzt.

Auch die Außenlade ist bestimmter Bewegungen fähig, die durch den Muskel m_2 hervorgerufen werden. Dieser entspringt am Hinterende des Stipes und setzt vorn an einer Chitinspange (x) an. Diese gliedert sich von einer andern ab, die an der Basis der Außenlade lateral von unten nach oben zieht und so die Wirkung des Muskels auf die ganze Lade überträgt. Diese erhält die nötige Bewegungsfreiheit dadurch, daß sie nicht kontinuierlich aus der äußeren Chitinplatte des Stipes hervorgeht, sondern durch eine dünne Gelenkhaut mit dieser verbunden ist, so daß sie teilweise in die Lade wie in eine Manschette zurückgezogen werden kann. Wozu dieser ganze Apparat dient, vermag ich allerdings nicht zu sagen. Die Tiere sollen häufig andre Insektenimagines anfallen. Inwiefern eine Anpassung an diese Lebensweise vorliegt, läßt sich aus der Morphologie nicht ersehen. Wahrscheinlicher scheint es mir, daß auch hier die Ausbeute flüssiger Nahrungsstoffe eine viel wichtigere und den Charakter der gesamten Mundteile bestimmende Rolle spielt. Auf jeden Fall läßt sich mit Bestimmtheit sagen, daß eine sehr spezielle Anpassung vorliegen muß, da die Laden progressiv sehr abgeändert sind.

Die zweiten Maxillen lassen alle wesentlichen Bestandteile erkennen, wie die der Wespen und Bienen, doch ist das Submentum vom Mentum weit abgerückt und hat seine Verbindung mit diesem ganz aufgegeben. Es liegt nach hinten zwischen den beiden Cardines, deren breite distalen Teile beiderseits zusammenstoßen, so daß es den Eindruck erweckt, als sei hierdurch das Submentum zurückgedrängt worden. Seine Gestalt ist nahezu dreieckig bei *Macrophya*, und mehr in die Länge gezogen bei *Allantus*.

Das Mentum ist mehr hoch als breit und zeigt ganz scharf umschriebene Chitinverdickungen, die von der Seite gesehen das in Textfigur 2 gegebene Bild zeigen. Auffallend ist die Überlagerung des Mentum durch einen nach vorn zipfelförmigen sich zuspitzenden Hautrücken (*Hy.* Textfig. 6 u. Taf. XI, Fig. 10). Ob dieser mit dem Hypopharynx homologisiert werden darf, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden. Immerhin ist es möglich und sogar wahrscheinlich; dann würde hier tatsächlich der Hypopharynx an der Bildung des Daches des Mentum teilnehmen, was bei den Wespen und Apiden dagegen nicht der Fall ist. Kurz vor dem Hypopharynx liegt die Ausmündungsstelle des Speichelganges.

Die Zunge ist in ihrem ganzen Bau, sowie in ihrem Bewegungsmechanismus viel einfacher gebaut als die bisher besprochenen. Sie besteht aus einem unpaaren, wurmförmigen Schlauch, der nirgend abgegrenzte Chitinstücke erkennen läßt, abgesehen von zwei Chitinplättchen an der Basis, die von oben gesehen dreieckige Gestalt zeigen und ihrer Lage und Funktion nach wohl den Zungengrundhörnern entsprechen. Die Behaarung ist oben spärlich, seitlich jedoch stärker entwickelt. Unten, basal, finden sich lange Borsten, nach vorn dagegen feine, an der Basis flächenhaft verbreiterte Härchen. Oben, vorn sitzen der Glossa einige Sinneskegel auf, in gleicher Höhe, wie sie sich auch bei den Paraglossen finden. Diese sind bei *Macrophya*, von oben gesehen, nahezu halbmondförmig und etwa $^1/_3$ so dick als breit. Der Innenrand und ebenso der obere Teil des Vorderrandes trägt feine Haare. Dazwischen stehen einige wenige Sinneskegel. Basal findet sich eine borstenbesetzte kleine Erhebung. Der Taster ist viergliedrig und besteht aus annähernd gleichlangen runden Gliedern.



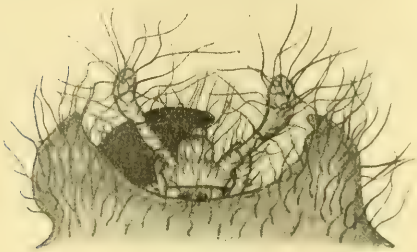
Textfig. 6.

Macrophya rust. ♀. Mentum und Hypopharynx von der Seite. *Hy*, Hypopharynx?; *Ch*, Chitinverdickungen des Mentum; *T*, Zungentaster; *P*, Paraglossen.

Bei *Allantus* sind die Paraglossen etwas schlanker und legen sich dicht der Glossa an, so daß ein einheitlich wirkender Pinsel entsteht. Jedoch ist diese Umscheidung der Zunge nicht, wie Ratzeburg meint, der bei den Apiden vorhandenen zu vergleichen, da hier die Scheide viel zu dick ist, um bloß Scheide zu sein. Mir scheint, daß hier die Flüssigkeitsaufnahme auf der freien Oberfläche der Paraglossen und der Glossa eine viel wichtigere Rolle spielt, als die auf den einander anliegenden Teilen der beiden Organe.

Uroceriden (Sirex gigas, iuvencus).

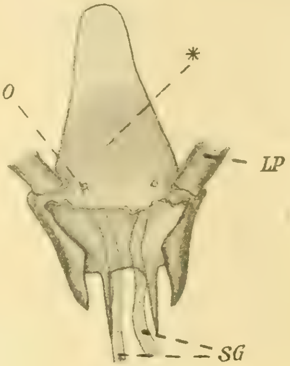
Eine Betrachtung der Mundteile allein würde kaum die Vermutung aufkommen lassen, daß man es hier mit Hymenopteren zu tun hat. Die Glossa und die Zungentaster sind hier zu Pinseln umgewandelt mit langen biegsamen Haaren. In demselben Sinne ist die Gula verändert, indem sie seitlich nach vorn in je einen spitzen Fortsatz ausläuft, der ebenfalls reich mit Haaren besetzt ist (Textfig. 7). So zeigen die Mundteile einerseits eine weitgehende Anpassung an das Aufpinseln von Säften, während sie anderseits denen der übrigen Hymenopteren gegenüber einen rudimentierten Eindruck machen, indem einige Teile ganz fehlen, andre stark verkümmert sind, ferner die Gelenke eine Vereinfachung erfahren haben und schließlich die individuellen Schwankungen hinsichtlich der Form der Glossa sowohl, wie der Stärke der Chitinisierung im ganzen recht bedeutend sein können. Daß die Größe der Mundteile stets der Körpergröße proportional ist und mit dieser bei *Sirex* sehr beträchtliche individuelle Differenzen zeigt, darf freilich nicht auch unter dem angeführten Gesichtspunkt betrachtet werden, da dies, wie ich in meiner Arbeit über die Apiden zeigte, stets der Fall ist, solange die Tiere offenen Honig oder, wie es hier der Fall zu sein scheint, ohne weiteres erreichbare Baumsäfte trinken.



Textfig. 7.
Mundteile von *Sirex* von unten gesehen. Die linke Mandibel ist entfernt. 1 : 16.

Die Oberlippe ist nur noch als der verstärkte, nach innen umgeschlagene Rand des Clypeus zu erkennen. Die Mandibeln sind kurz und gedrungen, mit drei sehr kräftigen und einem vierten schwächeren Höcker.

Die ersten Maxillen sind in hohem Maße rudimentiert und degeneriert (Fig. 7). Die Cardines (*c*) stellen sich nur noch als zwei längsovale, schwarzchitinisierte Kugeln dar, die sich nur wenig gegen eine ebenfalls dunkelschwarze chitinisierte Querspange absetzen. In dieser darf man wohl das Submentum sehen. Nach vorn schließen sich dann die ventral von dem Mentum miteinander verwachsenen Stipites mit den Laden und Tastern an. Fig. 7 zeigt die ersten Maxillen von unten gesehen. Das Mentum würde also jetzt verdeckt hinter diesen liegen und die Glossa nach vorn zwischen den beiderseitigen Laden hervorragen. Die Verwachsungslinie ist bisweilen noch zu erkennen. Eine Abgrenzung des Stipes von den Laden ist nicht mehr gut möglich. Dagegen ist sehr wohl noch die kleine, innere und die stärkere Außenlade zu unterscheiden (*LE* u. *LI*.) Der Taster ist ebenfalls stark rudimentiert und besteht nur noch aus einem Glied. Die Behaarung, aus den schon erwähnten langen, biegsamen Haaren bestehend, nimmt nach vorn stark zu, so daß die Außenlade vollständig zu einem Pinsel umgestaltet wird. Von der Seite betrachtet (Fig. 6), lassen sich die Laden mit dem Taster eher vom Stipes abtrennen. Doch herrscht auch hier große individuelle Verschiedenheit. Nach hinten oben ist bisweilen (Fig. 6) eine Abgrenzung von dem Dach des Mentum ganz unmöglich, während es bei andern wieder nicht schwer fällt, die beiden Gebilde voneinander zu trennen.



Textfig. 8.

Zunge und Mentum von *Sirex gigas*. Das weichhäutige Dach ist entfernt, um die stärker chitinisierten Teile zu zeigen. *O*, Ausgang der Speichelgänge *SG*; *LP*, Zungentaster; *, Ansatzstelle des Retractors.

Das Submentum wurde bereits besprochen. Eine chitinige Verbindung der ersten und zweiten Maxillen mit dem Kopfskelet besteht also hier nicht, da die Vermittler, die Cardines, stark chitinig degeneriert sind.

Das Mentum läßt eine stark chitinisierte, ventrale Rinne von dem häutigen Dach sehr wohl unterscheiden (Textfigur 8). Ich hoffe, daß die Figur mich einer eingehenden Beschreibung der Gestalt der Dornen und Vorsprünge dieser Chitinrinne enthebt. Erwähnt sei nur, daß die paarigen ventralen Dornen, die nach hinten zeigen, individuell sehr verschieden ausgebildet sein können.

Am Übergang des Mentum in die Glossa mündet der hier noch paarig vorhandene Speichelgang (*O*.). Die Glossa selbst ist konisch nach vorn zugespitzt und zeigt an einer Stelle eine besonders dunkle Chitinisierung. Es ist dies das ventrale und, infolge der Knickung der Glossa nach oben, zugleich nach vorn zeigende Basalstück (Fig. 6 u. Textfig. 8*, auf letztgenannter in der Durchsicht zu sehen). An dieser Chitinplatte setzen die Retractoren der Zunge an. Die Bewegung, die die Glossa hierbei ausführt, besteht in einem Aufrichten der Glossaspitze nach oben und weiter in einem Rückwärtsumschlagen derselben. Ein kompliziertes Gelenk ist nicht vorhanden. Es wird ersetzt durch eine schwach chitinisierte basale Zone, die sich zwischen dieser Platte und dem Mentum einschiebt. Paraglossen konnte ich nicht nachweisen. Sie scheinen vollständig rudimentiert zu sein. Die Behaarung der

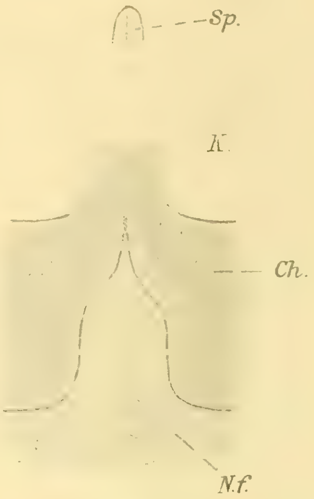
Zunge ist besonders auf der Ventralseite eine sehr starke. Doch sind die Haare hier mehr borstenförmig, nicht so weich wie an den Laden der ersten Maxillen, an der Gula und an den Zungentastern, außerdem sind sie vorn abgestumpft. Möglich ist allerdings, daß ursprünglich die Behaarung überall die gleiche ist, daß aber infolge starker Abnützung an der Zunge die Haare kürzer wie abgestumpft und infolgedessen borstenartig werden. Die Zungenspitze ist individuell sehr verschieden: bald vollständig einheitlich abgestumpft, wie in Textfig. 8, meist aber mit einem unregelmäßigen, kleinen medianen Einschnitt, der noch auf die paarige Entstehung hinweist.

Zu beiden Seiten der Glossa sitzen die Taster. Sie sind viergliedrig und besonders an dem langen Endglied dicht behaart. Sie wirken so ebenfalls als Pinsel, die alle übrigen Teile überragen (Textfigur 7). Häufig findet man einen Taster abgebrochen, so daß sich nur noch ein oder zwei Basalglieder vorfinden, die dann in der Regel am Ende stark chitinisiert sind. Möglich ist, daß dies mit dem Auflecken von klebrigen, harzigen Baumsäften zusammenhängt.

Ein Stiboreceptor von Sirex.

Betrachtet man das Endglied des Zungentasters genauer, so gewahrt man häufig schon am Totalpräparat, mehr oder weniger der Spitze genähert, eine helle, kreisrunde Zone (Fig. 6), die bei starker Vergrößerung im optischen Querschnitt ein Bild ergibt, wie es in Fig. 8 dargestellt ist. Der helle Kreis entsteht durch eine napfförmige Vertiefung mit enger Öffnung nach außen. In diesem Becher stehen, radiär zum Mittelpunkt hinzeigend, eine Anzahl von Sinnesborsten. Ein Querschnitt (Fig. 9) läßt erkennen, daß das Chitin des Bechers eine direkte Fortsetzung des äußeren Chitinskelettes ist, daß also die Vertiefung phylogenetisch eine Einstülpung bedeutet. Die Farbe des Chitins ist in dem Becher etwas heller; auch bildet es eine höhere Schicht als an der Außenseite des Fühlergliedes. Die Sinneshaare (Fig. 9 u. Textfig. 9), etwa 40—50 an der Zahl, sind lange, obeliskartig sich sehr langsam verjüngende Chitinborsten, die ihrer Länge nach von einem Kanal durchzogen sind. Dieser endigt nach vorn ganz deutlich blind. Die Länge eines Haares beträgt etwa 75 μ. Der Kanal wird von einem Nerv durchzogen, der von dem Ganglion her eintritt. Dieses liegt kappenförmig über dem ganzen Becher und entsendet die einzelnen Neurofibrillen durch den glockenförmig erweiterten Basalteil des Kanals (Textfig. 9) in die Riechborste. Von hinten tritt ein starker Nervenstrang (Fig. 8 u. 9 *N*) an das Ganglion heran. Kurz bevor er dasselbe erreicht, gibt er ein oder mehrere Seitenzweige an die Peripherie des Tastergliedes ab. Ebenso zieht von dem Ganglion selbst eine obere Partie, die in dem Schnitt (Fig. 9) nur noch gestreift ist, peripheriewärts und begibt sich zu den Tastborsten, die vielfach, besonders an der Spitze, zwischen den Pinselhaaren zerstreut stehen. Außerdem liegt in ihrem Bereich an der lateralen Seite der Tasterspitze ein kleines, etwas eingesenktes Feld, das ganz weichhäutig zu sein scheint und dem einige sehr kleine, etwa 7 μ hohe, zuckerhutförmige Kegel aufsitzen. Diese sowie die Cuticularmembran, auf der sie sich erheben, färben sich mit Hämatoxylin blau.

Was mich nun bestimmt hat, das beschriebene Organ als Riechorgan anzusprechen, sind folgende Tatsachen und Erwägungen: zunächst die teils vorhandene Unmöglichkeit andrer Funktionen, oder zum Teil die sehr ungünstigen Bedingungen hierfür. Ein Tasten sowie ein Schmecken wird durch die Lage innerhalb eines nahezu geschlossenen Bechers ausgeschlossen. Ebenso darf mit Sicherheit von einer statischen Funktion hier abgesehen werden. Ein Calororeceptor hätte hier mindestens einen sehr ungünstigen Platz, da er in die Tiefe rücken muß, um genügend Schutz zu haben, während ihm anderseits die Lage an den Fühlerspitzen keinen größeren Vorteil gewähren würde als an einer beliebigen andern Körperstelle. Ob auch ein Hygroreceptor hier auszuschalten ist, läßt sich kaum entscheiden, zumal da mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß ein Organ zugleich zur Stiborezeption und zur Rezeption des Feuchtigkeitsgehaltes dient, indem beide Reize qualitativ gleiche oder ähnliche Nervenerregungen hervorrufen. Anderseits nun scheint gerade die trotz des sonst ungünstigen Ortes beibehaltene exponierte Lage an der Tasterspitze dafür zu sprechen, daß wir es mit einem Receptor zu tun haben, dessen Funktion eine lebhafte Umspülung durch die Luft fordert. Dies wird nämlich hier noch besonders dadurch erreicht, daß die Öffnung nicht direkt nach vorn sieht, sondern



Textfig. 9.

Längsschnitt durch ein Riechhaar von *Sirex gigas*. *Nf*, Nervenfibrillen; *Ch*, Chitin; *K*, Kanal der Riechborste; *Sp*, Spitze der Riechborste.

sich halb nach der Seite öffnet. Wenn nun das Tier sich in raschem Flug nach vorwärts bewegt, so wird Luft der proximalen Wand des Bechers entlang in diesen hineingepreßt und tritt am distalen Rand der Öffnung wieder aus. Der Vorgang ist derselbe, wie wenn wir über die Öffnung eines kleinen Gefäßes oder über einen hohlen Schlüssel hinblasen. Es entsteht in dem becherförmigen Rezeptionsorgan ein kontinuierlicher Luftstrom, wie er für ein Riechorgan Hauptbedingung ist. E. Röhler hat (1906) bei *Musca* ähnliche Gruben an den Antennen gefunden und sie ebenfalls für Stiboreceptoren angesprochen.

Schon früher wurde von Wundt, Haeckel, Eimer, von Leydig, Ranke und andern die Behauptung aufgestellt, daß es Sinnesorgane geben müsse, die zugleich von verschiedenen Reizqualitäten adäquat gereizt werden, und zwar waren es meist die Betrachtungen der phylogenetischen Entstehung der Sinnesorgane, die diese Annahme forderten. W. Nagel hat in seiner umfangreichen Arbeit »Vergl. physiolog.-anatom. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe« diese Frage in weiterem Umfang erörtert und dabei drei Stufen herausgegriffen, die sich heute bei den verschiedenen Tierformen je nach ihrer Entwicklungshöhe fixiert vorfinden, und so auch zugleich die drei wichtigsten Entwicklungsstufen in der Phylogenese markieren sollen. Er unterscheidet zwischen Universalsinnesorgan, Wechsel- und specifischem Sinnesorgan. Während dem erstgenannten alle Reize adäquat sind, erfährt das Wechselsinnesorgan bereits eine Einschränkung, indem es nur noch »mehreren Sinnen zugleich als Organ dient« (Nagel), jedoch nicht mehr allen Sinnen, dabei aber auf die verschiedenen adäqualen Reize mit qualitativ verschiedener Erregung antwortet. Dem steht schließlich als höchst differenziertes Organ das specifische Sinnesorgan gegenüber, als ein »Apparat, der nur einem Sinne dient, welche ein Wesen besitzt«.

Nun ist aber die Scheidung in ein »Dienstbarsein« mehreren oder nur einem Sinne vom anthropocentrischen Standpunkt aus gewonnen, indem die zwei verschiedenen Empfindungen zweier Sinne für uns wohl zwei verschiedene Empfindungsmodalitäten im Sinne Helmholtz'[1] darstellen, während sie für andre Individuen dagegen, bei denen beide eventuell durch ein und dasselbe Rezeptionsorgan vermittelt werden, nur verschiedene Qualitäten sind. Anderseits ist sehr wohl vorstellbar, daß die Empfindungsqualitäten, die uns durch einen Sinn vermittelt werden, in andern Tierklassen eine Aufspaltung erfahren haben, so daß ihnen dort die Empfindungsmodalitäten zweier Sinne entsprechen. Somit wäre es, auch wenn die Tierpsyche unserm Erkennen ohne weiteres zugänglich wäre, nie möglich, anzugeben, ob ein Sinn wirklich specifischer oder nur Wechselsinn im Sinne Nagels ist, und es ist etwas rein Willkürliches, die menschlichen Sinne als specifische zu bezeichnen.

---

[1] Helmholtz versteht unter Modalität der Empfindungen den Allgemeincharakter der verschiedenen Empfindungsarten eines Sinnes und stellt dem die Qualitäten der Empfindungen gegenüber als die einzelnen Empfindungsmöglichkeiten innerhalb eines Sinnesorgans. Die Modalitäten stellen also die verschiedenen Sinne einander gegenüber. Übergänge sollen zwischen solchen

Beachten wir weiter die Möglichkeiten, die uns geboten sind, die Sinnesorgane als specifische oder als Wechselsinnesorgane zu unterscheiden. Das psychologische Moment kann ohne weiteres hier keine Berücksichtigung finden. Die Einteilung, gemäß der räumlichen und anatomischen Scheidung, geht auch nicht an, da man ja in diesem Falle eben jedes Sinnesorgan, das einen selbständigen Charakter und eine Abgrenzung besitzt, als »einen Sinn« ansprechen muß, und hiermit der Begriff »Wechselsinn« sowieso ausgeschlossen ist. Es bleibt nun noch eine Einteilung und eine Definition des Wortes Wechselsinnesorgan und specifisches Sinnesorgan, gestützt auf die Sonderung der Reizqualitäten.

Aber auch dies hat seine Schwierigkeiten. Wenn eine solche Scheidung auch relativ einfach zu sein scheint bei den Photoreceptoren, so wird die Schwierigkeit bei Betrachtung der Chemoreceptoren ohne weiteres klar, wie denn auch Nagel an andrer Stelle die Ansicht ausspricht, daß bei diesen Sinnen, sowie bei allen sogenannten niederen Sinnen die von Helmholtz gezogenen Grenzen sich verwischen. Während sich einerseits darüber streiten läßt, ob die Empfindungen zweier von diesen niederen Sinnen unbedingt als Modalitäten oder nur als Qualitäten einander gegenüberzustellen sind, ebensowohl ist es auch denkbar, daß innerhalb der Kategorien von Empfindungen eines Sinnes noch eine weitere Trennung mit der morphologischen Differenzierung in zwei Sinnesorgane eintreten kann, so daß sich die bisherigen Empfindungsqualitäten nun als Modalitäten gegenüber stehen. Nun ist aber schon hinsichtlich unsres Geruchs- und Geschmacksorgans bei dem Vergleich der Reizqualitäten keine physikalisch gerechtfertigte Unterscheidung gegeben. Dasselbe

---

Empfindungen nicht bestehen. Die Qualitäten dagegen trennen innerhalb einer Empfindungsmodalität die verschiedenen Empfindungsarten, zwischen denen Übergänge bestehen.

würde auch gelten, wenn man an die besprochene Möglichkeit weiterer Differenzierungen denkt. Man müßte denn, um diesem Dilemma zu entgehen, unser Riech- und Schmeckorgan als einen einzigen Sinn auffassen, und dies wird wohl niemand tun wollen.

Also auch die Berücksichtigung der Reizqualitäten gibt uns keine feste Handhabe bei der Definition des Wechselsinnesorgans. Freilich gilt dies auch für die Definition des electiven Sinnesorgans. Doch können hier, wo es sich um eine Gegenüberstellung der anelectiven Sinnesorgane handelt, diese Bedenken nicht in Betracht kommen. Und so scheint es mir besser, auf den Begriff des Wechselsinnesorgans zu verzichten, nachdem er schon mehrfach zu einer näheren Erörterung dieser Frage, insbesondere soweit sie die Phylogenese der Sinnesorgane betrifft, angeregt hat.

Die Phylogenese dieses Stiboreceptors ist leicht zu erschließen. Ursprünglich werden die Riechborsten außen über das Fühlerglied zerstreut gestanden haben mit Bevorzugung der Spitze desselben, so wie wir heute noch die Tasthaare zerstreut finden. Je mehr aber die Anpassung an das Aufpinseln von Flüssigkeit vermittels der Fühler fortschritt, und je mehr infolge davon die Receptoren der Beschmutzung ausgesetzt waren, um so mehr mußten sie, wenn sie ihre Funktion beibehalten wollten, geschützt werden. Und so trat mit der Einbeziehung in eine Grube auch eine strenge Lokalisierung ein, indem nun an der Außenseite nur noch Tango-, in der Grube nur noch Stiboreceptoren zu finden sind.

So sehr auch der Gang der Phylogenese hier die Versuchung nahelegt zu der Annahme, daß ursprünglich ein Tangostiboreceptor vorhanden war, der sich später infolge der geänderten Bedingungen notwendig morphologisch und physiologisch in einen Tango- und einen Stiboreceptor aufspalten mußte, so scheint mir diese Vermutung doch verfehlt. Denn da wir wohl annehmen müßten, daß die Erregungen des gedachten Tangostiboreceptors nicht den beiden Reizgattungen entsprechend differieren, so wäre der Nutzen eines solchen Organs für das Tier ein recht fraglicher. Auch wäre die Ausbildung der Reflexe und Antiklisen eines solchen Receptors nicht ohne Hilfshypothesen zu verstehen. Ferner ist bei der Annahme eines solchen Receptors — ganz gleichgültig, ob derselbe in der oben erwähnten Weise gedacht oder als Wechselsinnesorgan mit mehreren specifischen Energien aufgefaßt wird — nicht einzusehen, wozu an den Tastern und Fühlern der Insekten diese verschiedensten Typen von Receptoren ausgebildet sind, wenn man nicht annimmt, daß sie den verschiedenen Reizqualitäten zugeordnet sind. Denn es ist doch gewiß ungezwungener und plausibler, anzunehmen, daß die nach dem Typus *a*, und die nach dem Typus *b* und ferner *c* gebauten Receptoren verschiedenen Reizqualitäten entsprechen, als daß alle Typen ein und dieselbe, dafür aber vielseitigere Funktion besitzen.

— —

Um nun noch die Stellung der Uroceriden im System kurz zu streifen, so möchte ich hervorheben, daß man an den Mundteilen drei verschiedene Charaktere unterscheiden kann. Erstens sind sie sehr primitiv, wesentlich primitiver als die der Tenthrediniden. Dies spricht sich aus in der paarigen Speichelröhre und in der Glossa, die an der Spitze noch individuell verschieden deutlich die paarige Entstehung erkennen läßt. Zweitens zeigen die Mundteile starke Rudimentationserscheinungen. Jedoch lassen diese nicht erkennen, daß hier hoch entwickelte Mundteile auf eine primitive Stufe herabgesunken sind, sondern es ist der primitivste Typus, der hier durch Rudimentation noch eine weitere Vereinfachung erfahren hat. Als dritter Eigenschaftskomplex ist die Anpassung an das Aufpinseln von Flüssigkeit zu erwähnen, die sehr weit gediehen ist und sich selbst noch auf die Gula erstreckt. Ich brauche hierauf nicht mehr näher einzugehen.

Dagegen möchte ich noch über die Anpassung der Mundteile der Hymenopteren im allgemeinen einiges sagen. In den vier von mir untersuchten Gruppen: Apiden, Vespen, Tenthrediniden und Uroceriden tritt uns jeweils eine Anpassung an die Aufnahme flüssiger Nahrungsstoffe entgegen. Doch hat die Entwicklung jedesmal ihren eignen Gang gemacht, soweit es sich um Anpassungscharaktere handelt; innerhalb der vier genannten Gruppen wurden fünfmal (bei den Apiden mindestens zweimal) unabhängig voneinander Formen gebildet, die für die Aufnahme flüssiger Nahrung besonders geeignet waren, und zwar gestalteten sich diese um so verschiedener, je mehr die Bedingungen differierten, unter denen die Nahrung zu gewinnen war. So zeigen die Uroceriden eine Anpassung an vollständig offene Flüssigkeitsquellen, die Tenthrediniden, Vespen, *Colletes* und *Prosopis* eine teilweise nahezu vollendete Anpassung an den Nektargewinn aus offenen Blumen, während die höheren Apiden, die in den Blumen mit verborgenem Honig ihre Nahrung finden, dementsprechend umgewandelte Mundwerkzeuge besitzen.

Während nun einerseits die Anpassungsmerkmale zum Teil sehr verschieden sind, zeigen sie anderseits wieder bei den Gruppen, die unter ähnlichen Bedingungen ihre Nahrung gewinnen, häufig Convergenzerscheinungen. So habe ich bereits darauf hingewiesen, daß ein löffelartiges Gebilde bei den Vespen an der Glossa und an den Paraglossen, bei *Colletes* und *Prosopis* an den Paraglossen und bei den höheren Apiden an der Glossaspitze, also mindestens dreimal unabhängig voneinander entstanden ist. Und zwar zeigen diese Gebilde nicht nur im großen und ganzen Ähnlichkeit miteinander, sondern auch in ihrem feineren Bau, in der Anordnung der Sinneshaare usw. entsprechen sie sich vollständig. Auch bei den Mundteilen von *Allantus* ist eine Convergenz in der Form gegenüber denen der niederen Apiden nicht zu verkennen.

Freiburg i. B., im Juli 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

C, Cardo;
Gl, Glossa;
Hy, Hypopharynx;
K, Kehlhaut;
L, Oberlippe;
LE, Lamina externa;
LI, Lamina interna;
LP, Zungentaster;
MP, Maxillartaster;
Mt, Mentum;
P, Paraglossen;
S, Submentum;
Seg, Segelhalter;
Sp, Speichelgang;
St, Stipes;
ZG, Zungengrundhorn.

Tafel XI.

Fig. 1. *Vespa vulgaris* ☿. 1 : 16. Pharynxeingang von vorn. Mandibel, Oberlippe und Epipharynx nach oben geklappt, und daher von unten gesehen. *Ep*, Epipharynx; *Ph*, Pharynxeingang.

Fig. 2. *Vespa germanica* ♀. 1 : 16. Von innen gesehen. Die Lam. int. und ext. in die Vertikalebene gelegt. *LE*(*e*), Äußeres, und *LE*(*c*), inneres Blatt der Lam. ext.

Fig. 3. *Vespa vulgaris* ☿. 1 : 57. Lam. ext. (inneres und äußeres Blatt), von unten gesehen. *M.m*, Margo medialis; *M.l*, Margo lateralis.

Fig. 4. *Vespa vulgaris* ♀. 1 : 23. Medialer Längsschnitt durch die zweiten Maxillen.

Fig. 5. *Vespa crabro* ☿. 1 : 23. Die zweiten Maxillen von oben gesehen.

Bezeichnungen für Fig. 4 und 5: *, Eingang zur Speichelampulle; †, Schnittlinie; *T*, federndes Gestell, das den Kamm mit dem Mentum beweglich verbindet; *V*, Verbindungsstelle des Zungengrundhorns mit der Zungenbeinplatte; *K*, Kamm; *H*, Hautlamelle; m_1, Zungenbeinmuskel; m_2, Protractor des Kammes; m_3, m_4, Retractoren der Glossa, die an der Platte *Ch* ansetzen; m_5, Retractor des Kammes, setzt an der Gula an; **, Verbindungsstelle des Scherenhorns mit der Platte *Ch*; m_6, Dilatator der Speichelampulle; *E*, laterale Einbuchtung des Mentum, das dem Kamm die Bewegungsfähigkeit verleiht.

Fig. 6. *Sirex gigas.* Max. I und II von der Seite. *Gu*, Gula; *, ventrale Chitinplatte, an der der Retractor ansetzt.

Fig. 7. *Sirex gigas.* 1 : 57. Max. I von unten.

Fig. 8. *Sirex gigas.* Letztes Glied des Zungentasters mit Stiboreceptor; im optischen Querschnitt, von der Seite gesehen. 1 : 115. Von den Pinselhaaren der Oberfläche konnte nur der Basaleil eingezeichnet werden. *N*, Nerv; *Gl*, Ganglion; *P*, Kommunikation der Riechhöhle nach außen.

Fig. 9. *Sirex gigas.* Längsschnitt durch das letzte Glied des Zungentasters mit Riechorgan. 1 : 120. Hinsichtlich der Anzahl der Riechhaare schematisiert. *N*, Nerv; *Gl*, Ganglion; *Hyp*, Hypodermis.

Fig. 10. *Macrophya rust.* ♀. Max. II von oben gesehen.

Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der Männchen von Danais und Euploea.

Von

Hans Heinrich Freiling.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit Tafel XII—XVII und 17 Figuren im Text.

Einleitung.

Jedem Schmetterlingssammler ist es eine bekannte Tatsache, daß man mit unbefruchteten Schmetterlingsweibchen leicht die Männchen der betreffenden Art ködern kann. Dies gilt vor allem für die Nachtschmetterlinge und für die Spinner. So fing WEISMANN, um ein Beispiel anzuführen, innerhalb 8 Tagen durch ein unbefruchtetes Weibchen von *Smerinthus ocellata*, das er in einem mit Gaze überzogenen, kleinen Zwinger am Fenster ausgesetzt hatte, nicht weniger als 42 Männchen dieser Art.

Infolge des gerade bei den Männchen außerordentlich fein ausgebildeten Geruchssinnes ist es diesen ermöglicht, die Weibchen sogar aus weiter Ferne aufzufinden. Aus dieser Tatsache schloß man nun, daß von den Weibchen jeder Art ein ganz specifischer Duft ausströmen müsse, der, wenn auch für die menschlichen Riechzellen nicht mehr wahrnehmbar, doch noch so intensiv ist, daß er von den Männchen mit ihrem weit feineren Geruchsorgan selbst aus größerer Entfernung wahrgenommen werden kann.

Auffallenderweise sind nun Duftorgane bei den Männchen weit zahlreicher als bei den Weibchen anzutreffen, was um so mehr überrascht, als doch fast ausnahmslos das männliche von dem weiblichen Geschlecht angelockt wird. Die einzige bis jetzt bekannt gewordene Ausnahme macht *Hepialus hectus*, denn DEEGENER will bei dieser Art fast immer das umgekehrte Verhalten beobachtet haben. Bei gewissen

Formen ist aber ein Aufsuchen der Männchen von seiten der Weibchen einfach unmöglich gemacht: man denke nur an die ungeflügelten Weibchen mancher Arten und an die schwerfälligen, durch die mächtige Entwicklung der Ovarien fast unbeweglichen Spinnerweibchen.

Die beim männlichen Geschlecht weit häufiger vorkommenden Duftvorrichtungen können also nicht zur Anlockung des andern Geschlechtes dienen. Sie sind vielmehr als durch sexuelle Züchtung hervorgegangen zu denken und dienen als ein geschlechtliches Reizmittel vor oder während der Begattung.

Von weit größerer Bedeutung muß daher der von den Weibchen ausströmende und auf gewöhnlicher Naturzüchtung beruhende Geruch sein; denn er ist es, der bei manchen Arten zum Zwecke der Befruchtung fast unerläßlich ist als Sicherung der Artexistenz.

Es drängt sich nun die Frage auf, woher dieser Speciesduft, wie ihn Weismann nennt, stammt. In der diesbezüglichen Literatur ist aber nur wenig oder fast gar nichts zu finden, was über diesen Punkt eine befriedigende Antwort geben könnte. Meist begnügt man sich einfach mit der Annahme, daß der Lockduft der ganzen Körperoberfläche, also sämtlichen Schuppen und Haaren, oder auch nur dem Abdomen und der Hinterleibsöffnung entströme. Eigentliche Duftorgane, wie sie das männliche Geschlecht so vollendet und zahlreich aufzuweisen hat, sind von den Weibchen bislang noch nicht bekannt geworden.

Mein hochverehrter Lehrer, Prof. Chun, betraute mich nun mit der Bearbeitung dieses Themas, kurz nachdem die Duftorgane der männlichen Schmetterlinge namentlich in bezug auf ihren anatomischen Bau von Illig, auf dessen ausführliche Arbeit ich von vornherein hinweisen möchte, untersucht worden waren.

In genannter Arbeit findet sich ein kurzer geschichtlicher Überblick über die Dufteinrichtungen der Schmetterlinge. Diese Angaben beziehen sich aber fast ausschließlich auf Duftapparate der Männchen, so daß ich schon aus diesem Grunde von einer Wiederholung der vorhandenen Literaturangaben absehen kann.

Wenn ich mich im folgenden nicht eng an das gestellte Thema gehalten habe, so geschah dies deshalb, weil bei Duftvorrichtungen, die beiden Geschlechtern gemeinsam zukamen, auch die Männchen zur Untersuchung herangezogen werden mußten; anderseits sollten unbekannte histologische Verhältnisse, die ich bei specifisch männlichen Duftorganen vorfand, nicht unbeschrieben gelassen werden. Außerdem bin ich bei dem Kleinschmetterling *Notris verbascella* etwas näher auf die auf dem Schmetterlingsflügel gelegenen Sinnesorgane eingegangen, da gerade dieses Objekt förmlich dazu herausforderte. Das Thema ist also im Einverständnis mit Prof. Chun von mir erweitert worden.

Gleich von vornherein möchte ich noch darauf hinweisen, daß meine Arbeit auf eine Erschöpfung des Themas keinen Anspruch machen kann; vielmehr werden sich bei weiteren Untersuchungen, vor allen Dingen bei den Microlepidopteren, immer noch neue und interessante Dufteinrichtungen finden lassen.

Endlich drängt es mich, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer sowohl für die Anregung zu diesem interessanten Thema als auch für das der Arbeit in reichem Maße bewiesene Interesse und die vielen Bemühungen zur Beschaffung von günstigem Material meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch den Assistenten des zoologischen Instituts, Herrn Prof. Dr. zur Strassen und Herrn Prof. Dr. Woltereck, bin ich zu großem Danke verpflichtet. Insbesondere verdanke ich der ständigen Hilfe und Anregung des Herrn Prof. zur Strassen, dem Leiter unsrer entomologischen Exkursionen, einen großen Teil meiner Resultate. Schließlich möchte ich nicht unterlassen, auch Herrn Prof. Dr. Doflein gleich hier für die überaus liebenswürdige Überlassung des herrlich konservierten Materials, das er gelegentlich seiner ostasiatischen Forschungsreise auf Ceylon gesammelt hat, meinen Dank auszusprechen.

Methodik.

Das zu vorliegender Arbeit gesammelte Material wurde auf verschiedene Weise konserviert. Von mehreren Seiten wurde mir zu Beginn meiner Arbeit empfohlen, mit heißem starken (etwa 80%igen) Alkohol zu fixieren. Diese Methode hat auch Illig bei seinem Material zur Bearbeitung der männlichen Duftorgane fast ausschließlich angewandt. Bei meinen Untersuchungen hat sich aber herausgestellt, daß diese Konservierung für feinere Details nicht ausreichend ist. Ich war deshalb vor die Notwendigkeit gestellt, andre Methoden auszuprobieren. Zunächst versuchte ich es mit Sublimat-Alkohol, der schon weit bessere Ergebnisse zeitigte. Störend wirkten aber hierbei die sich infolge der hohen Sublimatkonzentration bildenden Kristalle, die oft zu merklichen Zerreißungen und Dislokationen der Gewebe führten. Weiter brachte ich die bekannten Flüssigkeiten nach Müller, Zenker und Flemming und endlich Gemische von Formol-Alkohol-Essigsäure und Formol-Chrom-Essigsäure in Anwendung. Von allen diesen Konservierungsflüssigkeiten haben sich für meine Zwecke als am besten:

Formol-Alkohol-Essigsäure und das starke FLEMMINGsche Gemisch (Chrom-Osmium-Essigsäure) herausgestellt. Erstere habe ich deshalb zuletzt fast ständig gebraucht, weil sie den Vorteil hat, leichter in die Gewebe einzudringen. Dies macht sich in besonders hohem Grade bemerkbar, wenn es sich um die Fixierung von Flügeln handelt. Die Flügel sinken nämlich infolge des gleichmäßigen Fettüberzugs in Wasser nicht unter, nehmen also keine wässerigen Lösungen in sich auf, während stärker alkoholische Lösungen sofort eindringen. Beschleunigen kann man das Eindringen dieser alkoholischen Lösungen noch dadurch, daß man dieselben bis auf 40—50° C erwärmt, was die Fixation in keiner Weise beeinträchtigt. Ich habe deshalb das Gemisch von Formol-Alkohol-Essigsäure auch immer bei genannter Temperatur verwandt. Noch feinere Details erzielte ich mit der starken FLEMMINGschen Flüssigkeit. Da diese aber nicht alkoholisch ist, so bietet die Konservierung hiermit besondere Schwierigkeiten, namentlich beim Fixieren von Flügeln. Zum Ziel gelangt man hier dadurch, daß man möglichst kleine Stücke in die FLEMMINGsche Lösung bringt, sie mit Hilfe eines Wattebausches gewaltsam in dieselbe untertaucht und die adhärierenden Luftbläschen tunlichst entfernt. Auch ein leichtes Erwärmen, aber nur bis auf etwa 30° C, da sonst Zersetzungen eintreten können, scheint die Fixation wesentlich zu fördern. Dieser letzten Methode verdanke ich eigentlich die besten Präparate, vor allem wenn es sich um Drüsenkanäle und Nervenendigungen handelte; sie ermöglichte es mir, selbst ohne Färbung, den Verlauf der Nerven in den Flügelrippen und den Flügelfeldern bis in die feinsten Endigungen zu verfolgen. Bei Konservierung größerer Stücke, die nicht zerlegt werden durften, habe ich mit der FLEMMINGschen Lösung weniger günstige Präparate erhalten. Die mächtigen Chitinschichten, die meist nicht entfernt werden durften, scheinen für diese Konservierungsflüssigkeit fast vollkommen undurchdringbar zu sein. Deshalb ist in all diesen Fällen auch immer das heiße Gemisch von Formol-Alkohol-Essigsäure (30 Teile Wasser, 15 Teile 96%igen Alkohol, 6 Teile Formol und 1 Teil Essigsäure) zu Anwendung gekommen.

Was nun die weitere Behandlung des so konservierten Materials anlangt, so habe ich, wenn es sich um Duftorgane auf dem Flügel handelte, immer erst versucht, den Flügel in toto zu färben. Bei einzelnen sehr durchsichtigen Flügeln ist es mir gelungen, schon auf diese Weise in den feineren histologischen Bau einzudringen. Gefärbt wurde in all diesen Fällen mit alkoholischem Para- oder Boraxkarmin. Eine distinktere Färbung erzielt man jedoch bei Anwendung von Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain. Leider ist diese Färbung, da die Flüssigkeiten nicht alkoholisch sind, wieder ungemein schwierig und langwierig. Das Eisenalaun und ebenso das Hämatoxylin dringt nur sehr langsam durch die Flügelchitinlamellen hindurch, und das Differenzieren geht sehr ungleichmäßig vonstatten. Bei der histologischen Untersuchung von Flügelrippen ist man infolge der dicken und undurchsichtigen Chitinschichten auch darauf angewiesen, die Schnittmethode zu Hilfe zu nehmen. Gerade hier stieß ich aber beim Schneiden auf besondere Swierigkeiten. In einem Falle, wo es auf feine Nervenendigungen und deren Chitinumgebung ankam, bin ich überhaupt nicht zum Ziele gekommen, obwohl ich alle mir bekannt gewordenen Methoden zur Aufweichung des Chitins in Anwendung gebracht habe. Das Chitin war hier so hart und spröde, daß es meist schon beim Schneiden aussprang und dann gleichzeitig die zarteren Nervenendigungen mit herausriß.

Kamen endlich Duftorgane am Abdomen in Betracht, so habe ich mich fast immer auf die Schnittmethode beschränken müssen. Eingebettet wurden die Objekte in ein Gemisch von 58 und 60°igen Paraffin, was sich für meine Zwecke als am besten herausgestellt hat. Die Dicke der Schnitte betrug meist 5—7,5 μ; dünnere Schnitte ließen sich nicht gut herstellen, da das Chitin dann schon auf dem Paraffinblock beim Schneiden abbröckelte; bei dickeren Schnitten pflegten meist die Chitinteile, manchmal sogar trotz eines Photoxylinüberzuges, bei der Weiterbehandlung infolge der Diffusionsströmungen fortzuschwimmen.

Zum Färben der Schnitte ist fast ausnahmslos für Übersichtsbilder das Hämatoxylin nach Ehrlich, für feinere Details dagegen das Eisenhämatoxylin nach Heidenhain angewandt worden.

Lage und Anordnung der weiblichen Duftorgane.

Betreffs der Anordnung der von mir gefundenen Duftvorrichtungen hatte ich zuerst die Absicht, sie ihres heterogenen Charakters wegen in systematischer Reihenfolge zu beschreiben. Ich ziehe es indessen vor, sie im Anschluß an Illig [11] nach ihren Lagebeziehungen zu schildern.

Ich beginne daher mit den Dufteinrichtungen auf den Flügeln, und zwar zunächst mit den auf den Flügelfeldern gelegenen, um dann zu den auf die Flügelrippen beschränkten überzugehen.

Im Anschluß hieran sollen einige Angaben über die auf dem Schmetterlingsflügel gelegenen Sinnesorgane, soweit sie noch nicht bekannt sind, folgen.

Haben wir es im ersten Teile der vorliegenden Abhandlung mit Duftapparaten zu tun, die beiden Geschlechtern gemeinsam zukommen, so soll sich dann eine Reihe von höher entwickelten Duftorganen anschließen, die als typische sekundäre Geschlechtscharaktere der Weibchen aufzufassen sind. Alle diese Organe treffen wir im Umkreis der äußeren Geschlechtsorgane an. Eingeteilt habe ich dieselben hinsichtlich ihrer Entstehung erstens in solche, die aus größeren Schuppen- oder Borstenkomplexen ihre Entwicklung genommen haben und zweitens in solche, die aus Hautduplikaturen zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment hervorgegangen sind.

Zum Schlusse möge noch eine etwas eingehende histologische Beschreibung der ebenfalls auf einer dorsalen Wucherung zwischen siebentem und achtem Segment beruhenden Duftpinsel der Männchen von *Euploea asela* und *Danais septentrionalis* folgen.

Anordnung der Duftorgane mit Angabe der Arten, die den Einzeluntersuchungen zugrunde gelegen haben.

A. Duftorgane auf den Flügeln.
  I. Auf dem Flügelfelde: die Duftflecke der Hesperiden (*Adopaea lineola* ♂ u. ♀).
  II. Auf den Flügeladern:
    a. die Duftschuppenreihen der Pterophoriden (*Aciptilia pentadactyla* ♂ u. ♀).
    b. die Duftschuppenanhäufungen auf den Flügeladern I u. II von *Notris verbascella* (♂ u. ♀).

B. Die Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel (*Notris verbascella*):
    a. Sinnesschuppen,
    b. Sinnesstacheln,
    c. Sinneskuppeln,
    d. Die Funktion der einzelnen Sinnesorgane.

C. Duftorgane im Umkreis der äußeren Geschlechtsorgane.
  I. Zu Duftapparaten umgewandelte Schuppen- oder Borstenkomplexe:
    a. das Duftbüschel von *Gonopteryx rhamni* (♀),
    b. die Duftbüschel von *Euploea asela* (♀),

   c. das paarige Duftbüschel von *Stilpnotia salicis* (♀),
   d. der Afterschopf von *Thaumatopoea pinivora* (♀).

II. Zu Dufteinrichtungen umgewandelte Hautduplikaturen zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment:
   a. die dorsal gelegene Duftfalte von *Orgyia antiqua* (♀),
   b. die Sacculi laterales von *Bombyx mori* (♀).

III. Die dorsal zwischen dem siebenten und achten Segment ausstülpbaren Duftpinsel der Männchen:
   a. von *Euploea asela*,
   b. von *Danais septentrionalis*.

A. Duftorgane auf den Flügeln.

Wie schon in der Einleitung im allgemeinen erwähnt worden ist, so muß hier nochmals speziell hervorgehoben werden, daß Dufteinrichtungen auf den Flügeln nur bei den Männchen bis jetzt bekannt geworden sind. Die als Duftflecke, Costalumschläge und Flügelfalten beschriebenen Duftorgane, meist schon mit unbewaffnetem Auge wahrnehmbar, vermissen wir immer beim weiblichen Geschlecht. Aus diesem Grunde hat man auch die den Männchen eigentümlichen Duftschuppen als »Männchenschuppen« oder »Androconia« bezeichnet. Neuerdings ist aber diese Bezeichnung dadurch hinfällig geworden, daß Köhler (14), der die Duftschuppen der Gattung *Lycaena* auf ihre Phylogenie hin untersucht hat, auch bei den Weibchen von *Lycaena adonis* (aberr. *ceronus*) dieselben löffel- oder spatelförmigen Duftschuppen wie bei den Männchen dieser Art, wenn auch in weit geringerer Anzahl, wiedergefunden hat.

Obwohl ich nun bei meinen Untersuchungen ein Hauptaugenmerk auf die Flügel gerichtet habe, so ist es mir doch nicht gelungen, irgend ein den Weibchen eigentümliches Duftorgan hier zu entdecken. Die drei im folgenden zu beschreibenden Duftvorrichtungen kommen vielmehr beiden Geschlechtern gemeinsam zu. Während die die Männchen charakterisierenden Duftorgane, die wir so reichlich und mannigfaltig entwickelt antreffen, nach Übereinstimmung aller Autoren als ein Reizmittel vor oder während der Begattung zu deuten sind, möchte ich die drei folgenden, Männchen und Weibchen gemeinsam zukommenden Einrichtungen als Organe auffassen, die ein leicht verdunstendes Secret abzusondern haben, an dessen Geruch sich die Geschlechter gegenseitig erkennen können. Daß ein solcher Speciesduft wirklich vorhanden sein muß, beweisen die biologischen Beobachtungen von Seitz (27), der festgestellt hat, daß bei nahe verwandten Tagfalterarten, die sich in Zeichnung und Habitus sehr ähnlich sehen, die Männchen erst in unmittelbarer Nähe die Weibchen der zugehörigen Art an dem Geruch erkennen und sich von den Weibchen einer nahe verwandten Art mit anderm Speciesduft sofort abwenden. Bei den meisten Formen, die keinen besonders ausgebildeten Duftapparat haben, ist man wohl zu der Annahme gezwungen, daß dieser Speciesduft, wie ihn WEISMANN genannt hat, sämtlichen Schuppen und Haaren der Körperoberfläche entströmt; denn unter allen Schuppen und Haaren sind immer mehr oder weniger protoplasmareiche Hypodermiszellen mit meist großen Kernen zu finden, denen man wohl eine, wenn auch geringe, secretorische Tätigkeit zuschreiben kann. Denkt man sich den Duft aus all diesen Schuppen und Haaren summiert, so kann man sich ganz gut vorstellen, daß die Geschlechter mit ihrem äußerst fein ausgebildeten Geruchssinn, der bei den Tagfaltern Männchen und Weibchen in gleichem Maße zukommt, sich so leicht an ihrem Speciesgeruch wiedererkennen.

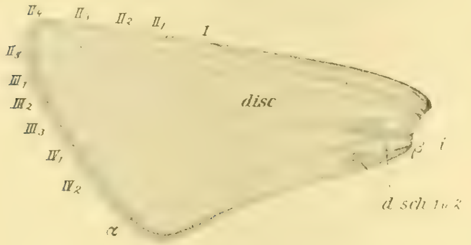
Bei den Hesperiden, den Pterophoriden und endlich bei dem Kleinschmetterling, *Notris verbascella*, ist es nun bei beiden Geschlechtern gleichzeitig zur Ausbildung eines Duftorgans auf den Flügeln gekommen; bei ersteren auf der Unterseite des Vorderflügels nahe der Flügelwurzel; bei den Pterophoriden und bei *Notris verbascella* sind die Dufteinrichtungen als Duftschuppenreihen oder -anhäufungen auf einigen Flügeladern ausgebildet. Die Einzeluntersuchungen sind bei Hesperiden an *Adopaea lineola* (♂ u. ♀), bei den Pterophoriden an *Aciptilia pentadactyla* (♂ u. ♀) angestellt worden.

I. Die nahe an der Vorderflügelwurzel gelegenen Duftflecke von Adopaea lineola.

(Fig. 1—3.)

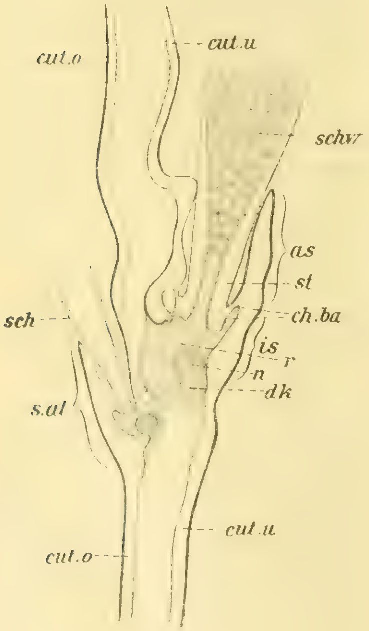
Das Duftorgan von *Adopaea lineola* treffen wir nahe an der Vorderflügelwurzel auf der Unterseite in Gestalt zweier verschieden großer Duftschuppenkomplexe, die ziemlich dicht nebeneinander liegen. Der kleinere von beiden (Textfig. 1 $dsch_2$) befindet sich etwas über der Stelle, wo die Ader β mit der Ader α des Faltenteiles kommuniziert (NB. Die Bezeichnung der Flügelader mit den römischen Ziffer I—IV für den Spreitenteil und mit α, β für den Faltenteil sind der 2. Auflage des HOFFMANNschen Schmetterlingswerkes durch A. SPULER entlehnt), ganz nahe dem Innenrand des Vorderflügels. Der größere Duftschuppenkomplex ($dsch_1$) beginnt unterhalb dieser Verbindungsstelle der Ader α und β und erstreckt sich von da als ein schmaler Streifen schräg nach links bis an die Ader IV, die Flügelzelle zwischen IV und α bis zum

Scheitel fast nahezu ausfüllend. Ganz im Scheitelpunkt des Winkels zwischen IV und α stoßen wir auf das sogenannte Jugum (*i*), das dazu dient, den stark verdickten und mit starren Borsten und Schuppen besetzten Innenrand des Hinterflügels während des Fluges aufzunehmen.



Textfig. 1.

Rechter Vorderflügel von *Adopaea lineola* ♀, von unten gesehen, mit den beiden Duftschuppenkomplexen (*dsch*$_1$ u. $_2$). Vergr. 4 : 1.



Textfig. 2.

Schematischer Längsschnitt durch eine Duftschuppenalveole von *Adopaea lineola*. Vergr. 1000 : 1.

Diese beiden Duftschuppenfelder unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich ihrer Größe, sondern auch der Gestalt ihrer Schuppen. Während die Duftschuppen des größeren Komplexes die Gestalt eines langen Schwertes haben (Fig. 1 *a*), sind die des kleineren mehr dolchförmig gestaltet (Fig. 1 *b*). Beide endigen mit abgestumpfter Spitze. Erstere sind 0,313 mm lang und 0,02 mm breit, letztere dagegen 0,158 mm lang und 0,03 mm breit.

Die Schuppen sitzen in relativ mächtigen Schuppenbälgen oder -alveolen (Fig. 2 *al*), und zwar so fest, daß man sie selbst mit einer feinen Pinzette nicht herausziehen kann; vielmehr bricht hierbei die Schuppe meist in der Mitte ab. Wie alle gewöhnlichen Deckschuppenalveolen bestehen auch die durchschnittlich 0,027 mm langen und 0,018 mm breiten Duftschuppenalveolen aus einem doppelten Chitinsäckchen (Fig. 2 und Textfig. 2 *as* und *is*), das als eine konvexe Auftreibung der Flügelfläche erscheint. Der untere Teil dieses Chitinsäckchens kommuniziert mit dem Flügellumen; in diesen (*is*) ragt wenig verjüngt der Stiel (*st*) der Duftschuppe. Festgehalten wird er hier durch einen die beiden Alveolarteile voneinander abgrenzenden, starken Chitinring, von dem aus ein etwas schwächeres ringförmiges Band (Fig. 2 und Textfig. 2 *chba*) an die Basis des hohlen Stieles herantritt. Das äußere Chitinsäckchen (*as*) der Alveole wird also durch diese Anheftungsweise des Duftschuppenstieles von dem inneren (*is*) vollständig abgeschlossen. Es liegt der Flügelfläche flach konvex auf, oben eine Öffnung lassend, durch die der Stiel der Duftschuppe gerade noch hindurchtreten kann.

Die schwertförmigen Duftschuppen verbreitern sich von dem Stiel aus nur ganz wenig und enden stumpf zugespitzt. Ein Querschnitt durch die Mitte der Schuppe, wie ihn Fig. 3 darstellt, zeigt kahnförmige Gestalt. Daraus ersehen wir, daß die mit Längsleisten versehene Oberseite der Schuppen eine schmale, flache Rinne darstellt und die glatte, der Flügelfläche zugekehrte Unterseite stark konvex ist.

Stärker abgeplattet sind die Duftschuppen aus dem kleineren Komplex. Hier kann man daher schon eher von einem abgesetzten Schuppenstiel und einer ausgeprägten Spreite reden. Ihre ebenfalls mit Längsleisten (*ll*) ausgestattete Oberseite ist fast plan, nur in der Mitte ist sie ganz schwach konkav. Die glatte Unterseite dagegen erweist sich stark ausgebuchtet in der Mitte. Diese dolchförmigen Duftschuppen bilden also gewissermaßen den Übergang von den gewöhnlichen breiten Deck- zu den langen, schwertförmigen Duftschuppen.

Die feinere Struktur der Duftschuppen weicht nicht wesentlich von dem gewöhnlichen Typus ab. Auf ihrer Oberseite verlaufen etwa 18—20 Längsleisten, die durch außerordentlich zahlreiche Querbrücken miteinander verbunden sind. Diese Querleistchen stehen zwar sehr dicht, lassen aber trotzdem noch feinere Poren (Fig. 3 *po*) zwischen sich frei, durch die ein Secret verdunsten kann. Im Innern der Schuppen finden wir ein etwas stärker chitinisiertes, schwammartiges Gewebe (*schw*), gebildet durch ein höchst unregelmäßig, außerordentlich reich verästeltes Chitingerüst.

Unter all diesen Duftschuppenalveolen sind nun mächtige Drüsenzellen (Fig. 2 *D*) gelegen, die sich vor den übrigen Hypodermiszellen durch ihre Größe und Gestalt auszeichnen. An Größe übertreffen sie die benachbarten Zellen um mehr als das Doppelte und haben im allgemeinen rundliche bis ovale Gestalt. Die umliegenden Hypodermiszellen schmiegen sich ihnen ganz eng an, umfassen sie zum Teil und erhalten dadurch die verschiedenartigsten Formen. In der Regel erweisen sie sich stark in die Länge gezogen. In den Drüsenzellen (*D*) treffen wir einen großen, halbmond- bis hufeisenförmig gestalteten Kern (*dk*), der beinahe die Hälfte der ganzen Drüsenzelle ausmacht. Er ist äußerst reich an Chromatin und mit einem deutlichen Nucleolus (*n*) ausgestattet, der verschieden gelagert sein kann. Die halbmond- oder hufeisenförmigen Drüsenkerne umschließen einen großen Hohlraum (*r*), der fast immer direkt unter den hohlen Duftschuppenstiel zu liegen kommt. Es handelt sich sicherlich hier um ein Reservoir, in welches das Secret, wahrscheinlich in Gestalt eines ätherischen Öles, abgeschieden wird. Das feinkörnige Protoplasma der Drüsenzellen ist außerordentlich reich vacuolisiert (*v*), merkwürdigerweise auch das der benachbarten Hypodermiszellen, die meist einen kleinen ovalen oder birnförmig gestalteten Kern (*k*) mit deutlichem Nucleolus aufweisen. Man muß daher annehmen, daß auch diese Zellen sich an der Secretion beteiligen, und daß das Secret von ihnen aus in das große Reservoir der zunächst gelegenen Drüsenzelle hineindiffundiert.

Was nun die Entleerung des Secretes betrifft, über dessen chemische Zusammensetzung und dessen Eigenschaften hier nichts ausgesagt werden kann, so kann sie nur auf folgendem Wege stattfinden. Aus dem Reservoir gelangt es, da das äußere Chitinsäckchen der Alveole, wie oben geschildert, durch das ringförmige Bändchen von dem inneren vollständig abgeschlossen ist, vielleicht infolge eines Überdruckes innerhalb der Drüsenzellen in den hohlen Stiel und das schwammige Gewebe der Duftschuppe. Im Innern der Schuppe wird es sich dann feiner verteilen und durch die feinen Poren zwischen den Chitinlängsleisten nach außen verdunsten.

Innerviert werden diese Duftschuppen nicht, obwohl sie der Flügelwurzel sehr nahe stehen, ja teilweise sogar auf der Flügelader α, in der ein starker Nervenast verläuft. Wohl aber begegnen wir hier kleinen Tracheenästchen (*tr*), die für die nötige Sauerstoffzufuhr sorgen. In der Fig. 4 ist ein Stück einer feinen Trachee mit anhaftendem Tracheenmatrixkern zu sehen.

Zum Schlusse mag noch darauf hingewiesen werden, daß diese beiden Schuppenkomplexe, vor allem der größere, wohl dazu geeignet sind, neben dem Jugum als ein sogenanntes Schuppenhaftfeld zu funktionieren. Hierauf deutet sowohl die Lage derselben hin, als auch die Gestalt, Größe und Festigkeit der Schuppen, mit der diese in den Alveolen verankert sind. Jedoch möchte ich die drüsige Funktion in den Vordergrund stellen im Hinblick auf die mächtigen Drüsenzellen unter den einzelnen Schuppen.

II. Duftorgane auf den Flügeladern.

a. Die Duftschuppenreihen der Pterophoriden auf den Flügeladern II_1 und II_2. *Aciptilia pentadactyla.*

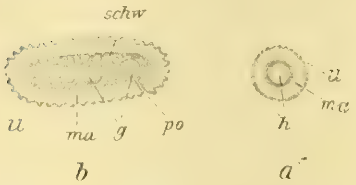
(Fig. 4—8.)

Ein ebenfalls beiden Geschlechtern gemeinsam zukommendes, bis jetzt noch unbekannt gebliebenes Duftorgan besitzen unter den Microlepidopteren die Pterophoriden oder Federmotten. Der feineren histologischen Untersuchung dieses Duftapparates hat *Aciptilia pentadactyla* (♂ und ♀) zugrunde gelegen (Fig. 4).

Die Flügel der Pterophoriden sind bekanntlich mehr oder minder tief in Federn — die Vorderflügel in zwei, die Hinterflügel dagegen in drei — gespalten. Das Duftorgan (Fig. 5) finden wir demgemäß auf der zweiten Feder des Hinterflügels, und zwar auf der Unterseite desselben. Schon mit einer schwachen Lupe kann man erkennen, daß da, wo sich die Flügelader II des Hinterflügels in die beiden Äste II_1 und II_2 gabelt, zwei Reihen großer kommaförmiger Schuppen beginnen. Der erste Ast (II_1) ist fast bis zu seinem Ende mit solchen Schuppen besetzt, die proximal dicht gedrängt, distal aber lockerer stehen. Der zweite Ast (II_2) trägt nur auf dem proximalen Drittel eine Reihe gleichmäßig angeordneter Duftschuppen. Bei Anwendung von stärkerer Vergrößerung sieht man weiter, daß sich II_2 etwas mehr von der Flügeloberfläche abhebt und nach II_1 sich hinüberneigt, so daß man hier die Duftschuppen im Profil vor sich hat. Auf II_1 habe ich durchschnittlich 50, auf II_2 dagegen meist halb so viel Duftschuppen gezählt.

Jede Duftschuppe (Fig. 6) hat, wie bereits angegeben, komma- oder keulenförmige Gestalt mit einer sanften S-förmigen Biegung. Ihr hohler Stiel geht ganz allmählich in die eigentliche Schuppe über. Am distalen Ende sind die Duftschuppen entweder abgerundet oder in einen kleinen Zipfel ausgezogen (Fig. 6). Ihre durchschnittliche Länge beträgt 0,370 mm, die größte Breite 0,044 mm. Sie repräsentieren äußerst stark chitinisierte Gebilde und sitzen fest in besonderen Alveolen. Es ist mir niemals gelungen, sie mit einem Pinsel oder Messerchen abzuschuppen, wie man dies bei den gewöhnlichen Deckschuppen leicht ausführen kann. Versucht man sie mit einer kleinen Pinzette herauszuziehen, so bricht meist der Stiel kurz oberhalb der Alveole ab. Der Stiel ist unten, wie der Querschnitt (Textfig. 3 *a*) zeigt, vollständig hohl und kreisrund, verbreitert sich dann und erscheint daher im Querschnitt zunächst oval und danach länglich elliptisch.

Was nun die feinere Struktur der Schuppen betrifft, so kann man hier zwischen einem Duftschuppenmantel (*ma*) und einem inneren schwammigen Teil (*schw*) unterscheiden. Der Mantel besteht aus einer ungewöhnlich dicken, homogenen Chitinschicht, die auf ihrer Oberfläche zahlreiche Chitinlängsleisten (*ll*) trägt; letztere treten aber lange nicht so scharf hervor, als man es bei den Deckschuppen gewohnt ist. Durchsetzt wird der Mantel von zahlreichen, unregelmäßig auf der Oberfläche verteilten Porenkanälen (*po*), die in das Innere der Schuppen münden. Der innere schwammige Teil erscheint aus einem ganz engmaschigen Gewebe zusammengesetzt. In demselben gewahren wir bei stärkerer Vergrößerung unregelmäßig verzweigte Gänge (*g*), die besonders deutlich auf Querschnitten (Textfig. 3 *b*) zu erkennen sind. Von diesen Gängen aus führen auch meist die Porenkanäle durch den Mantel nach außen. Das feinere maschige Gewebe findet sich aber nur in dem oberen Teil der Schuppen. Nach der Mitte zu tritt es mehr und mehr zurück. Daher sieht man hier nur noch einige kräftige Chitinbälkchen (Fig. 6 *chb*) von der Mantelschicht aus in das Innere hineinragen. In der unteren Hälfte fallen auch diese fort, und der Stiel erscheint dann völlig hohl.



Textfig. 3.

a. Querschnitt durch den Duftschuppenstiel von *Adopaca lineola*. *b*, Querschnitt durch die Duftschuppenspreite. Vergr. 1000 : 1.

Die zu den Duftschuppen gehörigen Alveolen (*al*) zeigen ebenfalls einen etwas eigentümlichen Bau. Wir treffen sie ungefähr auf der Mitte der Adern II_1 und II_2 regelmäßig hintereinander angeordnet. Sie heben sich von der Oberfläche der Rippen nur schwach konvex ab und bestehen wiederum aus einem undeutlich abgesetzten zweigeteilten Chitinsäckchen, dessen innerer Abschnitt der größere ist. In letzteren ragt der hohle Duftschuppenstiel (*st*), sich am Ende etwas erweiternd. Durch diese Verbreiterung wird schon ein Ausfallen der Schuppen unmöglich gemacht. Außerdem wird der Stiel merkwürdigerweise noch festgehalten durch zwei kräftige Chitinhaken (*chh*), die von der mittleren Alveolarwandung ausgehen und den Stiel fest zwischen sich einklemmen. Ob nun der Duftschuppenstiel noch durch ein feines Chitinband, wie bei *Adopaca lineola*, mit der Alveole verbunden ist, habe ich nicht entscheiden können. Nötig ist dies aber nicht, da die Duftschuppen durch ihren basal verbreiterten Stiel und die beiden starken Chitinhaken vollständig fest verankert sind.

Als besonders interessant hat sich der feinere histologische Bau des unter den Duftschuppenreihen gelegenen Flügeladerteiles herausgestellt. Da die Flügelrippen der Pterophoriden noch einigermaßen durchsichtig sind, so gelang es mir, schon durch Totopräparate ziemlich tief in die histologischen Verhältnisse einzudringen. Die Duftschuppen wurden zu diesem Zwecke vorsichtig mit Hilfe einer kleinen Pinzette unter der binoculären Lupe entfernt. Jene Partie der Adern, die mit Duftschuppen besetzt ist, habe ich dann herausgeschnitten und entweder mit Parakarmin, EHRLICHschem Hämatoxylin oder mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Nach gutem Differenzieren erzielte ich mit allen drei Färbemitteln brauchbare Präparate.

Bei Anwendung stärkerer Vergrößerung sieht man in den Adern zunächst einen kräftigen Nervenstamm neben einer ungefähr ebenso starken Trachee, welch letztere ab und zu kleine Äste in das Flügelfeld abgibt (Fig. 7 *N*, *Tr* und *tr*), verlaufen. Das Lumen der Flügeladern ist zum Teil erfüllt von Blutflüssigkeit mit spärlich eingestreuten, rundlich gestalteten Blutzellen. Da die Flügelader II_2 nur halb so lang ist als II_1 und nur auf dem proximalen Drittel Duftschuppen trägt, so sind auch der Nerv und die Trachee in II_1 bedeutend stärker als in II_2. Die Nerven erkennt man am besten an den langgestreckten Neurilemmkernen (*nk*), die Tracheen dagegen an ihren Spiralfäden. Von der Hypodermis treten nur die kleinen, ovalen Kerne deutlich hervor. Ihre Zellkonturen habe ich nicht nachweisen können. Unter den Duftschuppenalveolen begegnen wir weiter großen, sackförmigen, 0,05 mm langen Drüsenzellen (*D*), die an ihrem einen Ende einen, von der Fläche gesehen, annähernd viereckigen Kern bergen. Letzterer ist wiederum reich an Chromatin und mit zwei bis drei Nucleolis ausgestattet. Endlich sehen wir an jede Duftschuppenalveole eine langgestreckte Sinneszelle (*SZ*) mit langem Terminalschlauch (*tsch*) herantreten.

Über den feineren Bau sowohl der Duftdrüsenzellen als auch der Sinneszellen gibt uns am besten ein Längsschnitt durch diese Flügeladern Aufschluß. Es hat lange gedauert, bis es mir gelang, einige brauchbare Längsschnitte zu bekommen. Meist sprangen schon beim Schneiden die dicken Chitinlamellen der Rippen heraus und rissen dann auch die darunter liegenden Gewebe mit sich fort, oder die Schnitte schwammen bei der Weiterbehandlung weg. Der vorliegende Längsschnitt (Fig. 8) mußte daher auch aus mehreren Schnitten kombiniert werden.

Auf dem Längsschnitt (Fig. 8) finden wir nun die Verhältnisse in etwas übersichtlicherer Form wieder. Nach außen ist die Rippe begrenzt von einer stark chitinösen Cuticula (*cut*), und zwar ist, wie immer, die Chitinschicht der unteren Flügeladerseite bedeutend dicker als die obere (*cut u* und *o*). Die Unterseite wird durchbrochen von den großen Duftschuppenalveolen (*al*), die im Längsschnitt alle Einzelheiten wiedererkennen lassen. Auf die Cuticula folgt nach innen eine dünne Hypodermisschicht, bestehend aus ganz platten Matrixzellen mit kleinen ovalen Kernen. Zellgrenzen zwischen den einzelnen Hypodermiszellen habe ich auf den Längs- und Querschnitten ebenfalls nicht nachweisen können. Das Innere der Ader wird, wie der in Fig. 12 dargestellte Längsschnitt zeigt, zum großen Teil eingenommen von dem großen Nervenstamm mit seinen deutlichen Faserzügen und den langgestreckten Neurilemmkernen. Von dem dem Nerven immer parallel laufenden Tracheenstamm ist nur ein Stück in der Figur angeschnitten. Der Nerv, welcher in ansehnlicher Stärke in die beiden Flügeladern eintritt, verjüngt sich nun successiv durch Abgabe ebenso vieler kleiner Nervenfasern, als Duftschuppen vorhanden sind und verläuft dann als ganz dünner Nervenstrang bis zum Flügelrand. Jedes abgehende Nervenfaserchen (*nf*) tritt fast sofort an eine langgestreckte Sinneszelle (*sz*) heran, die im Verhältnis zu den übrigen Zellen nur ganz schwach gefärbt ist. Die Sinneszellen setzen sich ihrerseits fort in einen relativ sehr langen Terminalschlauch, in dessen distalem Ende man einen feinen Achsenfaden (*ax*) deutlich erkennen kann. Letzterer endigt dann in einem pfeilspitzenartigen Stiftchen (*stf*), welches mit seiner feinen Spitze die Basis des etwas verbreiterten Duftschuppenstieles von innen her sanft berührt. Der Terminalschlauch (*tsch*) tritt also nicht in den hohlen Stiel der Schuppe hinein. Die Kerne der Sinneszellen (*szk*) zeigen ein vorwiegend wandständig angeordnetes Chromatin und sind mit einem deutlichen Nucleolus ausgerüstet. Leider war es mir infolge der Unvollständigkeit meiner Schnitte nicht möglich, weitere Feinheiten der Sinneszellen und ihres Terminalschlauches zu eruieren. Höchstwahrscheinlich löst sich der distal nur sichtbare Achsenfaden (*ax*) in äußerst feine Nervenfibrillen auf, die den Sinneszellkern umspinnen und sich dann wieder zu einem proximalen Achsenfaden vereinigen.

Klar tritt auf dem Längsschnitt auch der feinere Bau der großen Duftdrüsenzellen zutage. Hier haben die Drüsenzellen (*D*) mehr spindelförmige Gestalt. Der untere Teil derselben ist protoplasmareicher und birgt auch den im Längsschnitt mehr keilförmig gestalteten Kern in sich. Das äußerst feinkörnige Protoplasma umschließt im oberen Teil einen großen länglichen Hohlraum, das Secretreservoir (*dc*), welches direkt mit dem hohlen Stiel in Verbindung steht. Umgeben ist das Reservoir von einer wenig oder gar nicht gefärbten Plasmazone, die sich aus unzähligen, radiär gestellten, feinen Protoplasmalamellen zusammensetzt. In seiner Arbeit: »Etudes comparées des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dystiscides« bildet FR. DIERCKX (6) ähnliche Drüsenzellen ab, deren helle Zone um den Drüsenkanal aber noch weit mächtiger und schöner ausgebildet ist. DIERCKX nennt die von den radiär gestellten Protoplasmalamellen gebildete helle Zone »vésicule sécrétante radiée« und das Secretreservoir »canal collecteur«.

Das Secret, wahrscheinlich wieder ein leicht verdunstendes ätherisches Öl, wird von dem feinkörnigen Protoplasma in den Sammelkanal abgeschieden. Von hier gelangt es vielleicht durch Capillarattraktion in den hohlen Stiel und das feinmaschige Gewebe der Duftschuppe und kann dann leicht durch die vielen Porenkanäle nach außen verdunsten. Um ein Secret festerer Natur kann es sich nicht handeln, denn ich habe niemals, weder in dem Secretreservoir noch in den Duftschuppen irgend etwas gefunden, was auf eine festere Konsistenz hindeuten könnte.

Einen gewissen Schutz gegen allzu schnellen Verbrauch des Duftsecretes erfährt das Duftorgan dadurch, daß der Hinterflügel in der Ruhe mehrfach zusammengefaltet unter dem stärker gebauten Vorderflügel versteckt zu liegen kommt.

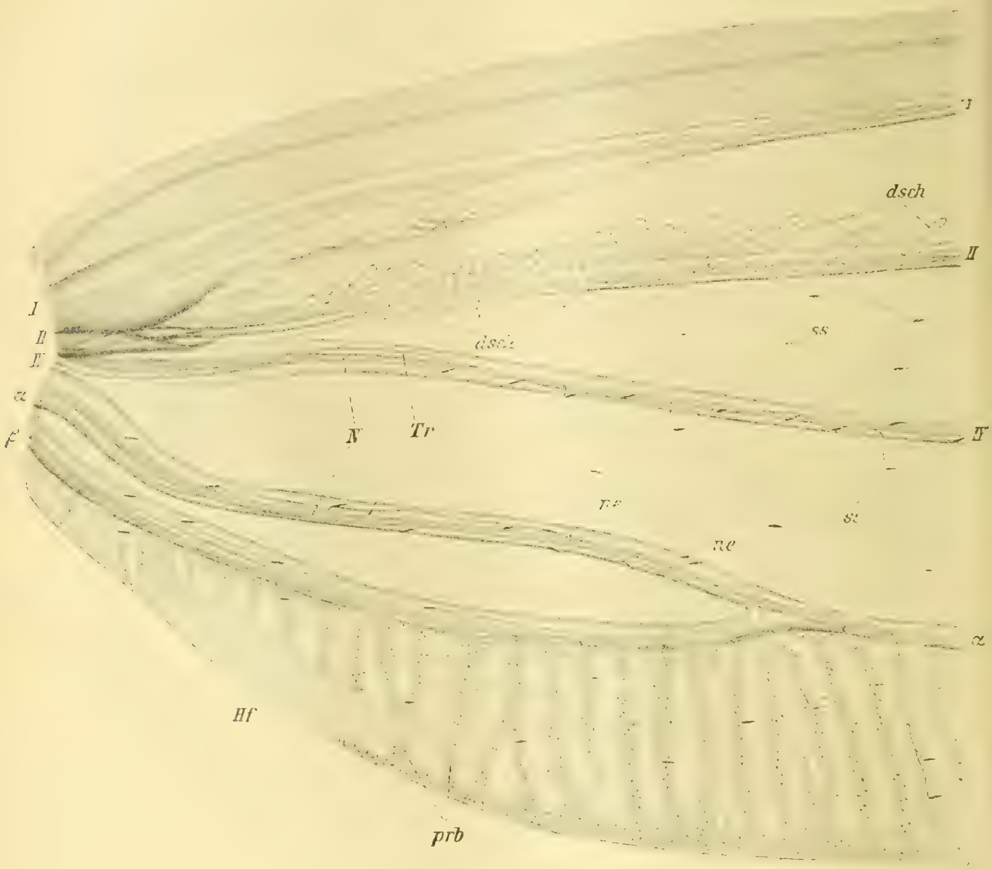
Ob den Duftschuppen, da sie sämtlich innerviert sind, noch eine besondere Sinnesfunktion zuzuschreiben ist, ist außerordentlich schwer zu entscheiden. An ein äußerst fein ausgebildetes Tastgefühl wäre in diesem Falle am ersten zu denken.

b. Die Duftschuppenanhäufungen auf den Flügeladern *I* und *II* von *Notris verbascella*.

(Fig. 9—10.)

Als letztes auf dem Flügel gelegenes Duftorgan möge das von dem Kleinschmetterling, *Notris verbascella* (Fig. 9), noch einer kurzen Beschreibung unterzogen werden. Bei den Männchen sowohl wie bei den Weibchen dieser Art treffen wir auf der Unterseite des Vorderflügels nahe der Flügelwurzel eigentümliche Schuppenanhäufungen (*dsch*), die teils auf der Ader I, teils auf der Ader II gelegen sind (Textfig. 4). Schon mit einer schwachen Lupe sieht man, daß die Adern I und II nicht weit von ihrer Wurzel mit langgestreckten, schmalen Duftschuppen (*dsch*) dicht besetzt sind. An ihrem oberen Ende sind diese Schuppen (Textfig. 5) nach der Flügelfläche zu leicht umgebogen, so daß sie eine

Art Haken bilden. Ihr hohler Stiel ist wiederum nicht deutlich abgesetzt, sondern geht ganz allmählich in die schmale Spreite über. Auf der Oberfläche der Schuppen verlaufen jederseits etwa 24 Längsleisten (*ll*), die erst am umgebogenen Ende konvergieren, wo sie dann



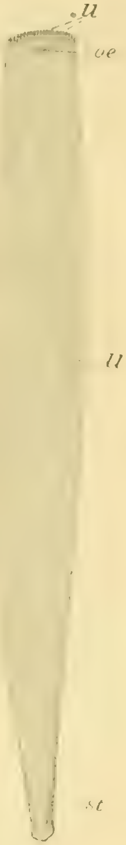
Textfig. 4.

Linke Vorderflügelhälfte von ***Notris verbascella***, von unten gesehen; sie zeigt die Anordnung der Duftschuppen auf den Adern *I* und *II* und die Verteilung der Nerven im Flügelfelde. Vergr. 45 : 1.

eine kleine ovale Öffnung (*oe*) frei lassen. Zwischen den Chitinlängsleisten lassen sich bei Anwendung von Immersion ebenfalls kleine Poren nachweisen, die in das innere maschige Gewebe hineinführen.

Die zugehörigen Alveolen stimmen in ihrem Bau vollständig mit den von *Adopaea lineola* geschilderten überein; nur das obere Chitinsäckchen ist etwas kürzer, was wohl dadurch bedingt sein kann, daß die Schuppen in den dickeren Chitinlamellen der Flügeladern schon an und für sich einen festeren Halt haben.

Einige wenige von den Duftschuppen sitzen auch dicht neben der Flügelader II im Flügelfelde da, wo das Lumen zwischen den beiden Flügellamellen noch etwas weiter und demgemäß auch noch reicher an lebendiger Substanz ist. Die auf der Flügelader I sich befindenden Duftschuppen zeigen recht deutlich den Übergang von den gewöhnlichen Deckschuppen zu den langgestreckten Duftschuppen. Denn auf dem proximalen Teil der Ader I haben die Schuppen zunächst noch die Gestalt der Deckschuppen; allmählich werden sie schmäler und nehmen dann die Form der Duftschuppen an, wie sie auf II anzutreffen sind, um endlich wieder den phylogenetisch älteren Deckschuppen zu gleichen. Die durchschnittliche Größe der eigentlichen Duftschuppen beträgt 0,23 mm, die größte Breite 0,028 mm.



Textfig. 5.

Duftschuppe von *Notris verbascella* aus der Ader *II*. Vergr. 460 : 1.

Unter jeder Duftschuppenalveole befindet sich nun je eine große Drüsenzelle (Fig. 10 *a* und *b*). Die in den Flügeladern gelegenen Duftzellen (Fig. 10 *a*) sind rundlich bis oval gestaltet, die wenigen im Flügelfeld befindlichen (Fig. 10 *b*) bewahren dagegen noch deutlich den Habitus der benachbarten, unregelmäßig gestalteten Hypodermiszellen, von denen sie auch abstammen. Außerordentlich reich vacuolisiert (*v*) waren die Drüsenzellen in den Flügeladern, weniger dagegen oder gar nicht die im Flügelfelde gelegenen. Die letzteren scheinen sich daher auf einem andern Stadium der Secretion befunden zu haben. Sämtliche Drüsenzellen sind mit einem scharf konturierten Kern mit reichlichem Chromatin ausgestattet; einen Nucleolus habe ich nur bei einigen Zellen konstatieren können. Außerdem vermissen wir bei diesen Zellen den großen Sammelkanal oder das Secretreservoir. Das Secret muß also direkt in den hohlen Duftschuppenstiel abgeschieden werden. Es verteilt sich dann in dem schwammigen Gewebe und kann seinen Weg entweder durch die feinen Poren zwischen den Chitinlängsleisten oder durch die kleine Öffnung (*oe*) am Ende der umgebogenen Schuppe nach außen nehmen.

Zum Schlusse sei hier noch bemerkt, daß man wohl geneigt sein könnte, diese Schuppenanhäufungen als Schuppenhaftfelder zu deuten. Doch sind sie hierzu, meines Erachtens nach, viel zu weit nach dem Vorderrand des Flügels gelegen, anderseits finden wir am innersten Teile des Innenrandes ein besonderes Haftfeld (Textfig. 4 *Hf*) ausgebildet, das zum Festklammern der beiden Flügel während des Fluges dient. Es besteht aus dicht gedrängt stehenden, kurzen Chitinstacheln, die schräg vom Flügelrande weg verlaufen.

B. Die Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel.

Obwohl eine Beschreibung der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel eigentlich nicht in den Rahmen der vorliegenden Arbeit gehört, so habe ich mich dennoch bewogen gefühlt, ihr ein besonderes Kapitel zu widmen. Denn einmal war es mir von Interesse, zu wissen, inwieweit die Nerven in Beziehung zu den Duftorganen treten. Zum andern bin ich auch durch meine Untersuchungen instand gesetzt worden, einige neue Daten über die Innervierung der auf dem Schmetterlingsflügel gelegenen Sinnesorgane zu bringen. So ist es mir vor allem gelungen, Nerven auch im Flügelfelde nachzuweisen, was bis jetzt noch niemandem geglückt ist.

Was die Literatur über diesen Punkt anlangt, so sind nur wenig Autoren zu nennen, die sich mit diesem Thema beschäftigt haben. Da man berechtigterweise die Flügel für ein reines Locomotionsorgan ansah, so wandte man mehr sein Augenmerk auf die antennalen Sinnesorgane. Der erste, der sich speziell mit den Flügelnerven der Schmetterlinge eingehender befaßt hat, ist C. Günther (8) in seiner Arbeit »Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel«. Der einschlägigen Literaturangaben ist in dieser Arbeit kurz gedacht, weshalb ich auch hier nicht näher darauf einzugehen brauche. Wenn nun auch genannter Autor zum Schlusse seiner Arbeit schreibt, daß zur Entscheidung aller Fragen hinsichtlich der Funktion sämtlicher auf den Flügeln gelegenen Sinnesorgane auf Grund seiner histologischen Ergebnisse die experimentelle Untersuchung wieder einsetzen möchte, so halte ich die bis jetzt vorliegenden histologischen Befunde doch noch sehr der Ergänzung bedürftig. Leider war es mir aus Mangel an Zeit nicht möglich, mich eingehender mit der Sache, so interessant sie auch ist, zu beschäftigen. Da ich erst zum Schlusse meiner Arbeit auf die Flügelnerven aufmerksam wurde, so mußte ich mich hier fast ausschließlich auf jene Arten beschränken, die für mein eigentliches Thema in Betracht kamen. Trotzdem hoffe ich in aller Kürze einige interessante Mitteilungen über die

Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel machen zu können. Für die Untersuchung der einzelnen Sinnesorgane haben sich infolge der größeren Durchsichtigkeit die Flügel von dem Kleinschmetterling *Notris verbascella* als sehr günstig herausgestellt.

Sämtliche Flügelnerven nehmen ihren Ursprung von dem Mesometathoracalganglion, mit dem auch noch die ersten beiden Abdominalganglien verschmolzen sein können. Kurz vor der Flügelwurzel gabelt sich der Nerv in so viel Äste, als Flügeladern vorhanden sind. Daß in jeder Flügelader ein Nerv verläuft, hat schon SEMPER (28) konstatiert. Neben jedem Nerv gewahrt man in den Adern außerdem noch einen stärkeren Tracheenast, der immer leicht an seinen Spiralfäden zu erkennen ist. Die weitere Verzweigung sowohl der Nerven als auch der Tracheen konnte ich nun bei *Notris verbascella* bis zu den feinsten Endigungen verfolgen. Entschuppt man zunächst die mit der starken FLEMMINGschen Lösung fixierten Flügel sorgfältig mit einem feinen Pinsel und führt man sie alsdann langsam in Kanadabalsam über, so fällt es nicht schwer, selbst ohne jegliche Tinktion Nerven auch in den Flügelfeldern nachzuweisen. Es nimmt mich wunder, daß GÜNTHER trotz Anwendung der neuesten Nervenfärbemethoden das Vorhandensein von Nerven im Flügelfelde nicht hat konstatieren können. Vielleicht liegt dies zum Teil daran, daß er sich bei seinen Untersuchungen meist auf den Puppenflügel beschränkt und nur beiläufig den vollständig ausgestreckten Flügel der Imagines zur Betrachtung herangezogen hat. Der größere Teil der von den Flügeladernerven (Textfig. 4 *N*) abgehenden Äste (*ne*) verbleibt nun innerhalb der Flügelrippe selbst und innerviert die hier in Betracht kommenden Sinnesorgane. Die übrigen Äste dagegen begeben sich, fast immer von einer kleinen Trachee (*tr*) begleitet, in die rechts und links gelegenen Flügelfelder. Hier nehmen sie immer innerhalb der Protoplasmabrücken (*prb*), die von der feinen Fältelung des Flügels während des Puppenstadiums herrühren, ihren Verlauf. Sie gehen also den Ansatzlinien der Schuppenreihen ungefähr parallel. Jedes von diesen Nervenästchen (*ne*) kann wiederum ein bis zwei ganz kurze Collaterale abgeben, meistens jedoch verläuft es unverzweigt bis zu seinem Bestimmungsort im Flügelfelde. Die anfangs mit den Nerven parallel laufenden Tracheenästchen (*tr*), die Nebentracheen nach SPULER (29), verzweigen sich dagegen viel reicher. Diese Nebentracheenverzweigungen bekommt man besonders deutlich dann zu Gesicht, wenn man einen trockenen und möglichst entschuppten Flügel schnell in schwächerem Alkohol unter dem Deckglase mit stärkerer Vergrößerung untersucht. Die mit Luft gefüllten

Tracheenästchen treten dann als silberglänzende Linien äußerst klar hervor. Innerhalb der Flügelader erstreckt sich der Nerv, sich allmählich verjüngend, bis an den Flügelrand, wo er sich meist in zwei Äste gabelt, welche die am Flügelrande befindlichen Tastborsten und Sinnesstacheln innervieren. Hinsichtlich der Verteilung der Nerven im Flügelfelde kann, wie aus Textfig. 4 ersichtlich ist, von irgend einer Regelmäßigkeit keine Rede sein.

Auf dem Schmetterlingsflügel unterscheidet GÜNTHER folgende Sinnesorgane: 1) Sinnesschuppen, 2) Drüsenschuppen, 3) Drüsenhaare, 4) Sinnesstacheln, 5) Sinneskuppeln. Von diesen fünf chitinigen Gebilden können wir die Drüsenschuppen und -haare als hier nicht in Betracht kommend ausschalten, da sie meist überhaupt nicht innerviert sind. Die Fig. 3—5 und 7 der GÜNTHERschen Arbeit, welche Schnitte durch solche Drüsenschuppen und -haare darstellen sollen, lassen auch jedes Herantreten eines Nerven vermissen. Eine Ausnahme machen die oben beschriebenen Duftschuppen der Pterophoriden. Diesen Duftschuppen kommt aber sicherlich eine besondere Sinnesfunktion zu. Ihre Lage und Gestalt machen es sogar wahrscheinlich, daß diese Funktion die primäre gewesen ist, und daß erst sekundär aus den Sinnesschuppen gleichzeitig auch Duftschuppen geworden sind. Außer diesem einen Falle habe ich niemals weder im Flügelfelde noch auf den Adern die Drüsenschuppen und -haare innerviert gefunden. Selbst an die großen Duftschuppen von *Adopaea lineola* und *Notris verbascella* tritt, wie wir gesehen haben, kein Nerv heran.

Als eigentliche Sinnesorgane auf dem Flügel bleiben uns also nur noch die Sinnesschuppen, Sinnesstacheln und Sinneskuppeln übrig. Diese drei Sinnesapparate habe ich nun auch bei allen Arten, die ich auf Sinnesorgane untersuchte, wiedergefunden. Man ist deshalb wohl zu der Annahme berechtigt, daß sie allen Schmetterlingen mehr oder weniger gemeinsam zukommen. Besonders reich an Sinnesorganen sind die Flügel der Dämmerungs- und Nachtschmetterlinge, ein Verhalten, welches schon einige Schlüsse auf die Funktion dieser Organe zuläßt.

Ich wende mich nunmehr einer kurzen Betrachtung dieser drei chitinigen Gebilde und ihrer Innervation zu. Zum Verständnis würde es wesentlich beigetragen haben, wenn GÜNTHER in seiner Arbeit außer den Schnitten auch einige Gesamtbilder von den einzelnen Sinnesorganen gegeben hätte. Die Gestalt der zu Sinnesapparaten umgemodelten Chitingebilde ist für die Perception doch von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Selbst die Sinnesschuppen weichen, wie wir sehen werden, schon wesentlich von dem Bau der gewöhnlichen Deckschuppen ab. Im vollständig ausgebildeten Zustande scheint GÜNTHER diese Sinnesschuppen überhaupt nicht gesehen zu haben, denn sonst würde er sicherlich ihrer eigentümlichen Gestalt eine kurze Beschreibung gewidmet haben.

a. Sinnesschuppen.

(Fig. 11.)

Fig. 11 zeigt die Innervierung zweier Sinnesschuppen, die im Flügelfelde gelegen sind. In der Flügelader sehen wir, wie oben geschildert, den Nerven (*N*) parallel zu der Trachee (*Tr*) verlaufen. Beide entsenden an dieser Stelle je ein Ästchen in das Flügelfeld. Zunächst laufen diese ein Stück nebeneinander, später aber trennen sie sich. Die Nebentrachee (*tr*) löst sich dann in mehrere unregelmäßig ziehende Endäste auf. SPULER (29) hat eine solche Nebentrachee mit ihren feinen Verzweigungen in seiner Arbeit, Taf. XXV, Fig. 31, abgebildet. Der Nervenast (*ne*) verläuft dagegen meist ungeteilt. Nur in wenig Fällen gibt er ein bis zwei ganz kleine Ästchen ab, die aber immer sofort an die zugehörige Sinneszelle herantreten. Jeder Nervenast endigt regelmäßig in einer langgestreckten, spindelförmigen Sinneszelle (*sz*), die ihrerseits wiederum einen langen Terminalschlauch (*tsch*) an die Wurzel des Sinnesschuppenstieles (*st*) hinschickt. Die spindelförmigen Sinneszellen (*sz*) sind sämtlich mit einem ellipsoiden Kern (*szk*) ausgestattet, der nur ein spärliches Chromatingerüst besitzt, woran dieser leicht von den mit reichlichem Chromatin versehenen Neurilemm- und Hypodermiszellkernen zu unterscheiden ist. Neben oder distal über dem Sinneszellkern kommt meist ein stärker tingierter Kern (*hzk*) zu liegen, den man wohl als zu einer Hüllzelle gehörig deuten kann. Distal läuft der Terminalschlauch in eine feine, etwas intensiver sich färbende Spitze aus, welch letztere die Basis des sich nur wenig verbreiternden Sinnesschuppenstieles sanft berührt. An den ungefärbten Präparaten ist es mir nie gelungen, in dem Terminalschlauch einen Achsenfaden nachzuweisen, wohl aber bei einigen mit Eisenhämatoxylin gefärbten und gut differenzierten Flügeln, hier jedoch auch wieder nur in dem distalen Teil desselben. Weitere histologische Feinheiten konnte ich selbst aus Schnitten nicht eruieren. Wegen der außerordentlichen Subtilität der Sinnesschuppen ist eine Orientierung für die Schnittrichtung sehr schwer auszuführen. Auch erwies sich das Chitin der Alveole und der Sinnesschuppen als besonders spröde.

Die Sinnesschuppen (*ss*) haben die Gestalt einer langgezogenen

Kerzenflamme. Sie sitzen sehr fest in kleinen Alveolen (*al*), die keinerlei Besonderheiten zeigen. Während sich die Deckschuppen leicht mit einem Pinsel abschuppen lassen, ist dies bei den Sinnesschuppen nicht der Fall; bei stärkerem Bürsten brechen sie meist in der Mitte durch. Dementsprechend erweist sich nun auch die feinere Struktur der Sinnesschuppen. Sie bestehen nämlich aus einem mächtigen Chitinmantel, ähnlich wie die Duftschuppen der Pterophoriden. Ihr inneres maschiges Gewebe ist auf ein Minimum beschränkt, so daß die Schuppe fast nur noch ein starres Chitingebilde repräsentiert. Ebenso ist die Zahl der Chitinlängsleisten bedeutend reduziert, denn auf jeder Seite finden sich nur noch fünf Längsleisten (*ll*), durch welche die Oberfläche leicht gewellt erscheint. Die Chitinlängsleisten, oder, besser gesagt, Längsfalten, sind nur in der Mitte wahrnehmbar, nach den beiden Enden zu konvergieren sie und verschwinden allmählich. Distal läuft die Schuppe in eine starre Spitze aus, die so fein wird, daß man sie kaum mit Immersion bis zu ihrem Ende verfolgen kann. Die Länge der Sinnesschuppen beträgt im Mittel etwa 0,091 mm, die größte Breite dagegen 0,009 mm. Sie sind also um mehr als die Hälfte kleiner als die bei demselben Schmetterling beschriebenen Duftschuppen (Textfig. 5).

Hinsichtlich der Lage der Sinnesschuppen scheint kein bestimmtes Gesetz obzuwalten. Bei *Notris verbascella* treffen wir sie ganz unregelmäßig zerstreut auf der ganzen Flügelfläche. Besonders reichlich stehen sie aber auf den Flügeladern. Ferner habe ich noch konstatieren können, daß die Oberseite des Flügels weniger Sinnesschuppen aufweist als die Unterseite. Dies hat wohl seinen Grund darin, daß die Unterseite des Flügels vor allem während des Fluges auf Tastempfindungen mehr beansprucht wird, als die Oberseite. Für die funktionelle Deutung der Sinnesschuppen ist es endlich nicht unwichtig, daß sie bei den Tagschmetterlingen vor allem im Flügelfelde weit spärlicher zu finden sind als bei den Nachtschmetterlingen.

b. Sinnesstacheln.

(Fig. 12.)

Während wir die Sinnesschuppen auf der ganzen Flügeloberfläche zerstreut, in größerer Zahl besonders auf den Flügeladern antreffen, sind die Sinnesstacheln mehr lokalisiert. Sie befinden sich nämlich nur am Flügelrande, und zwar hier wieder besonders am oberen Teil des Vorderrandes und am Saume des Flügels. Am Innenrand fehlen sie meist ganz.

Günther gibt von ihnen nur eine ganz kurze Beschreibung, die ich ihrer Kürze wegen hier anführen will. »Die Sinnesstacheln unterscheiden sich von den Haaren durch ihre Dicke, ihr gerades Auslaufen in eine derbe Spitze und ihre feste Vereinigung mit der Cuticula. Sie finden sich besonders am Flügelrand. Ich habe an ihrer Basis immer besonders große, von der Osmiumsäure dunkel gefärbte Zellen gesehen, die ich deswegen für Sinneszellen halte. Einen bestimmten Beweis kann ich aber nicht erbringen, denn bei der Seltenheit der Stacheln habe ich nie einen Zusammenhang ihrer Zellen mit dem Nerven nachweisen können.«

Einige wohlgelungene Präparate haben mich nun instand gesetzt, die Innervation der Sinnesstacheln etwas eingehender beschreiben zu können. Fig. 12 gibt uns ein Bild von der Innervierung einer solchen Sinnesstachel aus dem Vorderflügelrand von *Stilpnotia salicis*. Die Flügel wurden mit dem heißen Gemisch von Formol-Alkohol-Essigsäure konserviert und mit Parakarmin gefärbt. Leider hatte ich versäumt, auch einige Flügel mit der Flemmingschen Lösung zu fixieren, die sicherlich noch bessere Präparate geliefert hätte.

Die unter den Fransenschuppen versteckt liegenden, durchschnittlich 0,20 mm langen, braungelben Sinnesstacheln, welche in der angegebenen Vergrößerung (Fig. 12) den Dornen unsres Weiß- oder Schwarzdornes sehr ähnlich sehen, repräsentieren die am stärksten chitinisierten Gebilde auf dem Schmetterlingsflügel. Auf ihrer Oberfläche lassen sie bei Anwendung von Immersion nur wenig hervortretende Längsleisten (*ll*) erkennen, die wohl denen der gewöhnlichen Schuppen homolog sind. Ebenso stark chitinös wie die hohle Sinnesstachel selbst sind auch die Alveolen (*al*), in denen diese fest verankert sind. Was ihren feineren Bau betrifft, so zeigen sie keinerlei Eigentümlichkeiten. Schnitte durch diese äußerst spröden und dicken Chitinschichten der Alveolen zu legen, erschien mir von vornherein vollständig aussichtslos. Zur Untersuchung der histologischen Verhältnisse war ich daher ganz auf meine Totopräparate angewiesen. Zum Studium erweisen sich diejenigen Sinnesstacheln am geeignetsten, die am Flügelsaum gelegen sind, weil hier die beiden Flügellamellen kein zu großes Lumen zwischen sich frei lassen.

Wie schon oben erwähnt, teilt sich der in den Flügelrand mündende Flügeladernerv in zwei fast gleich starke Äste, die in entgegengesetzter Richtung im Flügelrand weiter verlaufen und hier zur Innervierung der Sinnesstacheln dienen. In der Fig. 12 treffen wir einen solchen

Flügelrandnerven (*ne*) da wieder, wo er an eine Sinnesstachel herantritt. An dieser Stelle fallen bei stärkerer Vergrößerung zunächst drei große, stark gefärbte Zellen (*hze*) auf. Es sind wahrscheinlich dieselben, welche auch Günther gesehen und für Sinneszellen gehalten hat. Ihr Volumen wird zum großen Teil ausgefüllt von einem äußerst chromatinreichen Kern (*hzk*), der einen großen, verschieden gelagerten Nucleolus (*n*) erkennen läßt. Diese drei großen Zellen umfassen teilweise einen weit weniger gefärbten Zellkomplex, der sich erst bei Anwendung der Immersion als eine Sinneszellengruppe zu erkennen gibt (*szg*). Letztere ist kugel- bis birnförmig gestaltet und sitzt dem darunter verlaufenden Nerven (*ne*) mit einem ganz kurzen Stielchen auf. Im Innern der Sinneszellgruppe gewahren wir meist drei bis fünf kleine, vollständig runde Kerne (*szk*) mit einem spärlichen Chromatingerüst, die alle auf verschiedenem Niveau liegen müssen, denn beim Focusieren werden sie nacheinander erst deutlich sichtbar. Zellkonturen habe ich innerhalb dieser Sinneszellgruppe nicht nachweisen können. Distal senden die Sinneszellen einen gemeinsamen, relativ breiten Fortsatz (*tst*) nach dem Basalteil der Sinnesstachel hin. In diesem gemeinsamen Terminalstrang habe ich nach längerem Zusehen auch feine Fädchen erkennen können. Höchstwahrscheinlich sind dies die zu jeder Sinneszelle gehörigen Achsenfäden. Ob sich diese Fäden zu einem gemeinsamen terminalen Achsenfaden vereinigen und ob dieser Terminalstrang bis zur Spitze des hohlen Sinnesstachels oder nur bis zur Basis desselben reicht, muß ich unentschieden lassen. Die mächtigen Chitinschichten der Alveole und des Stachels versagen hier jeden weiteren Einblick, und nur ein günstiger Längsschnitt kann hier die gewünschte Aufklärung verschaffen. Vielleicht eignen sich die fertig ausgebildeten Sinnesstacheln des Puppenflügels besser zum Schneiden. Ferner bin ich mir über die Funktion der drei großen, zuerst erwähnten Zellen im unklaren geblieben. Ob sie lediglich als Hüllzellen aufzufassen sind oder ob ihnen noch eine secretorische Tätigkeit zuzuschreiben ist, muß ich daher ebenfalls dahingestellt sein lassen.

Ganz ähnliche histologische Verhältnisse finden wir bei dem zu den Sessilla coelonica gehörenden nervösen Endapparat wieder, wie sie Schenk (23) in Fig. 4 und 28 dargestellt hat. Nur vermissen wir hierbei die drei großen Hüllzellen.

Was die Zahl der am Flügelrand befindlichen Sinnesstacheln betrifft, so habe ich bei *Stilpnotia salicis* am Vorderflügelrand 62, am Hinterflügel 55 gezählt. Von einer Seltenheit derselben, wie Günther schreibt, kann also keine Rede sein.

c. Sinneskuppeln.

(Fig. 13 u. 14.)

Die eigenartigsten Sinnesorgane und demgemäß am meisten von dem Typus der Schuppe abweichenden Chitingebilde repräsentieren die Sinneskuppeln. GÜNTHER gibt an, daß er sie in größerer Anzahl in den Flügelrippen unregelmäßig zerstreut vorgefunden habe. Im Gegensatz hierzu kann ich nun feststellen, daß gerade diese Sinnesapparate mit ziemlicher Regelmäßigkeit angeordnet sind. Konstant habe ich sie bei allen Schmetterlingen, die ich daraufhin untersuchte, kurz vor der Mündung der Flügelader in den Flügelrand (Fig. 13) angetroffen, wo sie fast immer zu zweit, in seltenen Fällen sogar zu dritt, hintereinander liegen. Gerade auf diese Lagerungsverhältnisse möchte ich einen besonderen Nachdruck legen, da sie mir für die Funktion dieses Organs, wie wir weiter unten sehen werden, von besonderer Wichtigkeit zu sein scheinen. Ganz vereinzelt habe ich Sinneskuppeln auch auf den proximalen Teilen der Flügeladern konstatieren können, in einigen Fällen sogar nicht unmittelbar auf der Ader selbst, sondern dicht daneben im Flügelfelde. Auffallen muß es, daß GÜNTHER die am Ende der Flügeladern bei allen Schmetterlingen scheinbar konstant auftretenden Sinneskuppeln nicht gesehen hat. Eine Anhäufung von solchen Sinnesapparaten an der Wurzel des Hinterflügels, wie sie GÜNTHER von *Spilosoma urticae* beschreibt, habe ich bei den von mir untersuchten Arten nicht wiederfinden können. Leider hat er es auch hier versäumt, von dieser Stelle eine Flächenansicht zu geben, die in den Arbeiten über ähnliche antennale Sinnesorgane nie fehlt und auch äußerst instruktiv ist.

Auch hinsichtlich des feineren Baues verhalten sich die von mir untersuchten Sinneskuppeln etwas abweichend. Bei *Notris verbascella* war es mir wiederum möglich, schon an ungefärbten, mit FLEMMINGscher Lösung fixierten Flügeln ihren Bau in seinen Hauptsachen zu studieren. Fig. 13 stellt zwei Sinneskuppeln mit ihren Nervenendigungen dar. Es ist die Stelle, wo die Ader IV_2 in den Flügelrand einmündet. Zunächst ist zu konstatieren, daß sich der Nerv im Vergleich zu dem in Fig. 11 dargestellten (*N*) bedeutend verjüngt hat. Er erstreckt sich bis in den Flügelrand und gabelt sich hier in zwei Äste, die ihrerseits, wie wir gesehen haben, an die Sinnesstacheln im Flügelrande herantreten. Kurz vor der Einmündung in den Flügelrand gibt der Flügeladernerv aber erst zwei kleine Nervenfasern (*nf*) ab, die sofort in zwei relativ große Sinneszellen (*sz*) übergehen, von denen die in der Figur links gelegene die andre an Größe weit übertrifft. Beide haben die typische Gestalt einer bipolaren, spindelförmigen Sinneszelle. In den Zellen sieht man deutlich einen rundlichen Kern (*szk*) mit einem nur spärlichen Chromatingerüst. Um den Kern ist das Protoplasma gröber granuliert und dichter. Auf dem gefärbten Präparat erscheint es daher viel intensiver tingiert als das wandständige Plasma. Distal entsenden die Sinneszellen je nach der Zugehörigkeit zu der oberen oder unteren Sinneskuppel einen längeren oder kürzeren Terminalschlauch (*tsch*), in dessen ganzem Verlaufe selbst am ungefärbten Präparat leicht ein Achsenfaden (*ax*) zu erkennen ist. Der Terminalschlauch reicht bis unter die Mitte der Sinneskuppel, biegt dann fast senkrecht nach der unteren Flügellamelle um und endigt in der Flächenansicht anscheinend mit einem kleinen Endköpfchen, welches durch die Chitinkuppel hindurchleuchtet.

Die eigentlichen Chitingebilde dieses Sinnesorgans sind ebenfalls etwas anders gebaut als die von Günther beschriebenen. Sie bestehen aus einem äußerst starken Chitinringwall (*chr*) und einer mit diesem gelenkig verbundenen, bedeutend dünneren Chitinkuppel (*chk*), die das Niveau des Chitinringes nur ganz wenig überragt. Von oben gesehen, also in der Flächenansicht, erweckt die Kuppel den Anschein, als ob sie in der Mitte eine kleine Öffnung aufweise, in die das Endknöpfchen (*stf*) des Terminalschlauches hineinragt. Ich möchte hier nicht unerwähnt lassen, daß ich mich nicht weniger als 3 Wochen bemüht habe, einen einigermaßen instruktiven Schnitt durch dieses Sinnesorgan zu bekommen. Da der Durchmesser einer Sinneskuppel durchschnittlich nur 0,013 mm beträgt, so bekommt man bei einer Schnittdicke von 5 μ nur zwei bis drei Schnitte durch dieselbe. Gerade diese in Betracht kommenden Schnitte sprangen aber meist heraus oder schwammen bei der Weiterbehandlung fort. Nur bei einem Exemplar, das sofort nach dem Ausschlüpfen konserviert und geschnitten wurde, gelang es mir, einige brauchbare Schnitte zu erzielen. Aus diesen wenigen Schnitten ist denn auch die etwas schematisch gehaltene Fig. 14 kombiniert worden. Vielleicht erhält man auch hier von gut konservierten Puppenflügeln, deren Entwicklung vollendet ist, bessere Schnitte, da das Chitin dann noch nicht so hart geworden ist, wie bei dem geschlüpften Tiere.

Auf dem Längsschnitt (Fig. 14) sehen wir nun, daß sich der Chitinringwall der Sinneskuppel lange nicht so deutlich von seiner Umgebung abhebt wie bei der Flächenansicht (Fig. 13). Die untere Flügeladerlamelle steigt in der Nähe der Kuppel sanft an und fällt dann plötzlich, wie bei einem Ringwall steil nach unten ab. Von der steil abfallenden Chitinwand erhebt sich dann, ihr scheinbar gelenkig eingefügt, die eigentliche Sinneskuppel, den Ringwall nur wenig überragend. Die Kuppel selbst besteht aus einer weit dünneren, zarten Chitinmembran (*km*), die infolge ihrer eignen Elastizität und gelenkigen Einfügung wohl dazu geeignet ist, gröbere Luftdrucke auf den Endabschnitt des Terminalschlauches zu übertragen.

An die Sinneskuppel tritt nun von innen heran der Terminalschlauch unter ihr fast rechtwinkelig umbiegend. Er endigt, wie Fig. 20 zeigt, mit einem pfeilspitzenartigen Stiftchen, mit dem er die höchste Stelle der Kuppel von innen her leicht berührt. Die Sinneskuppeln sind also nicht durchbohrt, sondern blind geschlossen. In dem Stiftchen (*stf*) endigt auch der feine Achsenfaden, wie wir bereits schon am Flächenpräparat gesehen haben.

Von einer streifigen Substanz um den terminalen Fortsatz der Sinneszellen, die nach GÜNTHER auch den Bauch derselben wie ein Mantel umgeben soll, habe ich nichts entdecken können. Wohl aber habe ich auf gefärbten Präparaten unter der Sinneskuppel immer eine große Zelle liegen sehen, die den drei großen Hüllzellen um die Sinneszellgruppe der Sinnesstacheln sehr ähnlich ist. Auch auf Schnitten fällt es nicht schwer, diese mit einem großen Kern ausgerüstete Zelle wiederzufinden (Fig. 14 *hze*). Über ihre Funktion kann hier wiederum nichts ausgesagt werden.

d. Die Funktion der einzelnen Sinnesorgane.

Zum Schlusse mögen noch einige Angaben über die Funktion der beschriebenen Sinnesorgane folgen. Da zur Erforschung der Funktion irgend eines Sinnesorgans notwendigerweise die experimentelle mit der histologischen Untersuchung Hand in Hand gehen muß, so können auch hier wiederum nur Vermutungen aufgestellt werden, die sich lediglich auf den anatomischen Bau und auf die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Sinnesorgane stützen. Ich kann mich daher auch ganz kurz fassen. Von vornherein ausschließen möchte ich für die auf dem Flügel gelegenen Sinnesorgane eine Geschmacks-, Geruchs- und Hörtätigkeit. Geschmacks- und Geruchsorgane sind, wie die Arbeiten von KRAEPELIN, VOM RATH, RULAND, NAGEL, SCHENK und andern Autoren ergeben haben, bei den Schmetterlingen auf die Mundwerkzeuge und Antennen lokalisiert. Auch eine Hörfunktion möchte ich ausgeschaltet wissen, weil bei den Schmetterlingen von tonerzeugenden Organen und demgemäß von Gehörorganen bis jetzt wenig oder gar nichts bekannt geworden ist. Ferner würde man ein solches Gehörorgan sicherlich auch an einer geschützteren Stelle, als auf den Flügeln, die mechanischen

Insulten äußerst leicht ausgesetzt sind, zu suchen haben. Die Töne percipierenden Elemente finden wir bei den Insekten meist zu einem höher ausgebildeten Gehörorgan vereinigt, so bei den Acridioidea, Locustodea und Gryllodea, wo wir sie immer in sehr geschützter Lage antreffen. Schon aus diesem Grunde sind die auf dem ganzen Schmetterlingsflügel verteilten Sinnesorgane nicht gut für eine Hörfunktion in Anspruch zu nehmen. Es bleibt also für unsre hier in Betracht kommenden Organe nur noch eine Tastempfindung übrig. Gerade der Tastsinn scheint bei den Schmetterlingen eine besonders hohe Ausbildung erfahren zu haben und ist auch namentlich für die Nachtschmetterlinge von der größten Bedeutung.

Der anatomische Bau der Sinnesschuppen deutet mit ziemlicher Sicherheit auf eine mechanische Funktion hin. Direkte Berührungsreize von festen Körpern scheinen hier nur wenig in Betracht zu kommen, da die Sinnesschuppen sehr klein sind und im Flügelfelde meist unter den weit größeren Deckschuppen versteckt liegen. Ich schließe mich daher der GÜNTHERschen Ansicht an, die für die Sinnesschuppen eine Sinnestätigkeit annimmt, wie wir sie bei den Fledermäusen ausgebildet finden. Die Fledermäuse besitzen in ihrer Flughaut ein überaus feines Tastvermögen. Diese Tatsache ergaben die bekannten Versuche SPALLANGANIS mit geblendeten Fledermäusen, welche trotz ihrer Blindheit allen in verschiedenen Richtungen des Versuchslokales ausgespannten Fäden mit der größten Geschicklichkeit und Sicherheit auswichen. SCHÖBL (25) hat diese Versuche wiederholt und ist zu demselben Resultat gekommen. Gleichzeitig aber liefert er auch den exakten, anatomischen Nachweis, daß die Fledermäuse dieses äußerst feine Tastvermögen kleinen, auf der ganzen Flughaut unregelmäßig verteilten Sinneshärchen mit lang ausgezogener Spitze verdanken. Ein ebenso fein ausgebildetes Tastgefühl müssen wir auch für viele Schmetterlinge voraussetzen, wenn wir sehen, mit welcher Geschwindigkeit und Sicherheit diese zwischen Zweigen und Ästen umherfliegen, ohne sich zu verletzen. Man kann daher wohl nicht fehl gehen, wenn man den auf dem ganzen Flügel ebenfalls unregelmäßig verteilten Sinnesschuppen eine derartige Funktion zuschreibt. Einmal berechtigt dazu ihre Gestalt, denn sie laufen ebenso wie die Sinneshärchen der Fledermäuse in eine äußerst feine Spitze aus, und anderseits der Umstand, daß, wie schon oben betont worden ist, die Flügel der Nachtschmetterlinge mit Sinnesschuppen weit reichlicher versorgt sind als die der Tagschmetterlinge. Außerdem spricht noch die Tatsache dafür, daß sie auf der Unterseite des Flügels viel zahlreicher anzutreffen sind als auf der Oberseite, denn während des Fluges wird in besonders hohem Maße die Unterseite des Flügels auf Tastempfindungen in Anspruch genommen.

Sinnesorgane zur Perception rein mechanischer Reize scheinen die Sinnesstacheln zu sein. Wie wir oben gesehen haben, finden sie sich nur am Flügelrand und zeichnen sich vor den übrigen Chitingebilden durch ihre starke Chitinisierung und ihre feste Vereinigung mit der Cuticula aus. Ihre exponierte Lage auf dem Flügelrand und ihre Gestalt machen es daher höchst wahrscheinlich, daß sie direkte Berührungsreize von festen Körpern percipieren, und daß ihre Funktion hiermit vollständig erschöpft ist.

Viel mehr Schwierigkeiten macht die funktionelle Deutung der Sinneskuppeln. Jedoch lassen die Lageverhältnisse und der anatomische Bau derselben auch schon einige Schlüsse auf ihre Funktion zu. Es ist bereits darauf hingewiesen worden, daß die Sinneskuppeln regelmäßig zu zweien oder dreien hintereinander kurz vor der Mündung der Flügelader in den Flügelrand gelegen sind, seltener dagegen auf den proximalen Teilen der Flügelrippe. Die Chitinteile der Kuppeln bestehen, wie wir gesehen haben, aus einem festen Chitinringwall (*chr*) und einer diesem letzteren gelenkig eingefügten, elastischen Chitinmembran (*km*). Ähnliche, als Grubenkegel und Membrankanäle bezeichnete Gebilde finden wir auf den Fühlern vieler Insekten wieder. Hinsichtlich ihrer physiologischen Bedeutung gehen die Ansichten der verschiedenen Autoren aber sehr auseinander. Die einen halten sie für Geruchsorgane, die andern dagegen, vor allem GRABER, sprechen sie als chordotonale Organe an. Aus den oben angegebenen Gründen kommen nach meiner Meinung beide Funktionen für uns hier nicht in Betracht. Viel eher möchte ich an ein Organ zur Perception des Gleichgewichts und der Lage im Raum oder an eine Empfindung von der Bewegung der Luft und der des Tieres selbst denken. Ein derartiges Organ ist für jedes fliegende Insekt eigentlich unentbehrlich. Die Dipteren besitzen in den aus den Hinterflügeln hervorgegangenen Halteren ein solch hoch ausgebildetes Organ, das nach den angestellten Experimenten nicht nur zur Perception des Gleichgewichts, sondern auch zur Regulierung des Fluges dient. Zu meiner Überraschung fand ich nun auch, daß einige der auf den Halteren gelegenen Papillenformen (WEINLAND, 36) hinsichtlich ihres anatomischen Baues im wesentlichen mit unsern Sinneskuppeln übereinstimmen. Den physiologischen Vorgang bei den Sinneskuppeln kann man sich leicht nach Art des Aneroid- oder Holosterikbarometers vorstellen. Bei diesem Barometer wirkt bekanntlich der Luftdruck auf die aus dünnem Metallblech verfertigte, wellig gebogene vordere Wand einer luftleeren Metalldose und biegt sie entsprechend der Druckstärke mehr oder weniger stark nach innen. Der luftleer gepumpten Metalldose entspricht bei den Sinneskuppeln die dem Chitinring gelenkig eingefügte, also nachgiebige und elastische Chitinkuppel. Der jeweilige Luftdruck wird bei dem Aneroidbarometer durch eine Fühlhebervorrichtung auf einen Zeiger, bei den Sinneskuppeln wird er dagegen direkt auf das darunter liegende Nervenendstiftchen übertragen. Ob nun der Schmetterling mit Hilfe seiner Sinneskuppeln imstande ist, sich lediglich über die barometrischen Verhältnisse der Luft oder mehr über das Maß der zu dem jedesmaligen Flügelschlage angewandten Kraft zu orientieren, ist sehr schwer zu entscheiden. Jedenfalls erscheint die Annahme einer derartigen Funktion im Hinblick auf die exponierte Lage am Flügelrand und den anatomischen Bau einigermaßen berechtigt. Für eine solche Deutung spricht außerdem noch die Tatsache, daß die Sinneskuppeln am Ende der Flügelader nur auf der Unterseite des Flügels gelegen sind, also auf der Seite, mit welcher der Schmetterling die Luft zu komprimieren hat.

Nach diesen kurzen Angaben über die Funktion der auf dem Flügel gelegenen Sinnesorgane, die ich natürlich nur unter Vorbehalt geben kann, möchte ich meine Betrachtungen über die Sinnesorgane mit dem Bemerken abschließen, daß es zur definitiven Entscheidung aller dieser Fragen noch einer weiteren eingehenderen histologischen wie experimentellen Untersuchung bedarf.

C. Duftorgane im Umkreis der äußeren Geschlechtsorgane.

In einem gewissen Gegensatz zu den im ersten Teile beschriebenen Duftorganen stehen die nun zu schildernden Duftvorrichtungen. Während erstere auf den Flügeln gelegen sind und beiden Geschlechtern gemeinsam zukommen, finden wir letztere nur im Umkreis der äußeren weiblichen Geschlechtsorgane. Wir haben es also mit typischen, sekundären Geschlechtscharakteren zu tun.

Von Dalla Torre (4), der einen Überblick über die bisher bekannt gewordenen Duftorgane gibt, teilt dieselben in drei Gruppen ein. 1) Schützende Duftapparate beider Geschlechter, 2) Duftorgane der Männchen, 3) Duftorgane der Weibchen. Die beiden letzten Gruppen sind also als sekundäre Geschlechtsorgane aufzufassen.

Als erste Gruppe nimmt v. Dalla Torre diejenigen Duftorgane heraus, die mit dem geschlechtlichen Leben nicht im Zusammenhang stehen und nur zum Schutze gegen Feinde dienen. Sie lassen sich also von den beiden folgenden Gruppen dadurch leicht unterscheiden, daß sie immer nur dann gebraucht werden, wenn der Schmetterling sich in Gefahr befindet, und daß sie meistens bei beiden Geschlechtern gemeinsam vorkommen. Vielleicht wären die im ersten Teile meiner Arbeit beschriebenen Dufteinrichtungen auch zu dieser Kategorie zu rechnen. Nach v. DALLA TORRE sind solche schützende Duftapparate von unsern einheimischen Schmetterlingen wenig oder gar nicht bekannt. Eigentliche Stinkdrüsen, mit denen viele Käfer und die Wanzen ausgerüstet sind, fehlen ihnen. Wohl aber besitzen die Schmetterlingsraupen in den zahlreich verteilten Hautdrüsen (KLEMENSIEWICZ, 13) derartig schützende Organe. Einen höchst merkwürdigen schützenden Duftapparat hat uns FRITZ MÜLLER (18) von brasilianischen Schmetterlingen, denen er nach der Futterpflanze ihrer Raupe den Namen »Maracuja-Falter« beilegte, beschrieben. Dieser besteht bei Männchen und Weibchen aus zwei am Ende des Abdomens gelegenen Riechwülsten, die einen äußerst unangenehmen und widerlichen Geruch verbreiten sollen. Die Weibchen können diesen Geruch noch dadurch verstärken, daß sie zwei mit verschiedenartigen Schuppen besetzte, sogenannte »Stinkkölbchen« hervorstrecken. Da FRITZ MÜLLER von diesem eigentümlichen Duftorgan nur eine kurze morphologische Beschreibung gibt, so habe ich mich durch Vermittlung meines hochverehrten Lehrers an Herrn Prof. Dr. v. IHERING, Direktor des Nationalmuseums zu St. Paulo, gewandt mit der Bitte um Zusendung von gut konserviertem Material. Das daraufhin gütigst abgesandte Material kam aber nach verschiedenen Umwegen in vollständig maceriertem Zustande hier an, so daß mir eine Bearbeitung desselben von vornherein als aussichtslos erschien, zumal an ein Bestimmen der einzelnen Individuen gar nicht mehr zu denken war. Die Untersuchung der wahrscheinlich höchst interessanten histologischen Verhältnisse muß daher einer besonderen Arbeit überlassen werden.

Die Duftorgane der zweiten und dritten Gruppe kommen im Gegensatz zu denen der ersteren nur bei einem der beiden Geschlechter vor und stehen im Dienste des Geschlechtslebens, sind also sekundäre Geschlechtscharaktere. Von den Duftapparaten der Männchen handelt die eigentliche Arbeit v. DALLA TORRES. Vor allem berücksichtigt er ihre häufigste Erscheinungsform, in Gestalt von »Duftschuppen« oder sogenannten »Männchenschuppen«. Auf ihren anatomischen Bau geht er weniger ein.

Hinsichtlich der Dufteinrichtungen bei den weiblichen Schmetterlingen faßt sich v. DALLA TORRE ganz kurz, da ihm derartige Organe noch nicht bekannt geworden sind. Von dem Vorhandensein derselben ist er aber durch die vielen darauf hinweisenden biologischen Beobachtungen fest überzeugt. Seine kurzen Ausführungen gestatte ich mir wörtlich anzuführen: »Jene Organe, welche den weiblichen Geschlechtsduft verbreiten, sind, wie wir aus mannigfachen Beobachtungen schließen können, ziemlich zahlreich. Sie sind es, welche den Männchen das Vorhandensein eines unbegatteten Weibchens verraten, sie locken dieselben herbei und vermitteln also bei vielen Schmetterlingen ganz allein das Zusammentreffen der Geschlechter. Eine Unzahl von Weibchen, namentlich von den trägen Spinnern, die sich kaum vom Platze rühren und unbeweglich in einer Spalte oder auf der Rinde eines Baumes sitzen, könnte niemals zur Begattung gelangen, wenn nicht durch den Duft Männchen herbeigezogen würden. Die überraschendsten Beobachtungen sind diesbezüglich bereits gemacht worden und zeigen, daß der Geruchssinn der Schmetterlinge ein ungemein scharfer ist. Über die Anatomie dieser Organe ist uns wenig oder gar nichts bekannt; so viel aber steht fest, daß das Hervorstrecken der Legeröhre die Verdunstung des Riechstoffes ermöglicht. Daß der weibliche Duft bei Nachtfaltern eine größere Rolle spielen muß, als bei Tagfaltern, ist von vornherein einzusehen. Denn bei diesen, die im glänzenden Sonnenschein ihre prächtigen Farben entfalten, muß der Gesichtssinn notwendig, wenigstens bei der Wirkung in die Ferne, vorwiegen und erst, wenn die Geschlechter sich einander genähert haben und im Begriffe stehen, sich zu paaren, können wir auch eine bedeutende Wirkung des Geruchssinns gelten lassen.«

Noch kürzer faßt sich Erich Haase (9), der in einem Vortrag über die Duftapparate bei Schmetterlingen folgendes sagt: »Zu den Gerüchen, welche einem Geschlechte eigentümlich sind, gehört der Lockduft der brünstigen Weibchen, sowie der Reizduft der werbenden Männchen. Ersterer dringt aus der Hinterleibsöffnung hervor und lockt die Männchen, besonders von Bombyciden oder Spinnern, oft aus großer Ferne an.«

Die soeben angeführten, kurzen Mitteilungen von v. Dalla Torre und Erich Haase sind die einzigen, die ich in der Literatur vorgefunden habe. Das Vorhandensein eines Lockduftes der brünstigen Weibchen steht für beide Autoren vollkommen fest. Nähere Angaben aber über die Lage und den anatomischen Bau der Duftorgane fehlen vollständig.

Auf Grund der erwähnten Angaben und auf besonderes Anraten von Prof. Chun richtete ich nun mein Hauptaugenmerk auf die Spinnerweibchen, und zwar nicht ohne Erfolg. Denn es glückte mir bei den Weibchen verschiedener Bombyciden im Umkreis der äußeren Geschlechtsorgane vier verschiedene Typen von Duftvorrichtungen nachzuweisen. Außer diesen fand ich noch bei zwei Tagfalterweibchen ebenfalls am Ende des Abdomens sehr interessante Duftorgane. Alle diese Duftorgane habe ich dann hinsichtlich ihrer Entstehung eingeteilt erstens in solche, die aus größeren Schuppen- oder Borstenkomplexen hervorgegangen sind und zweitens in solche, die sich aus Hautduplikaturen oder Wucherungen zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment entwickelt haben.

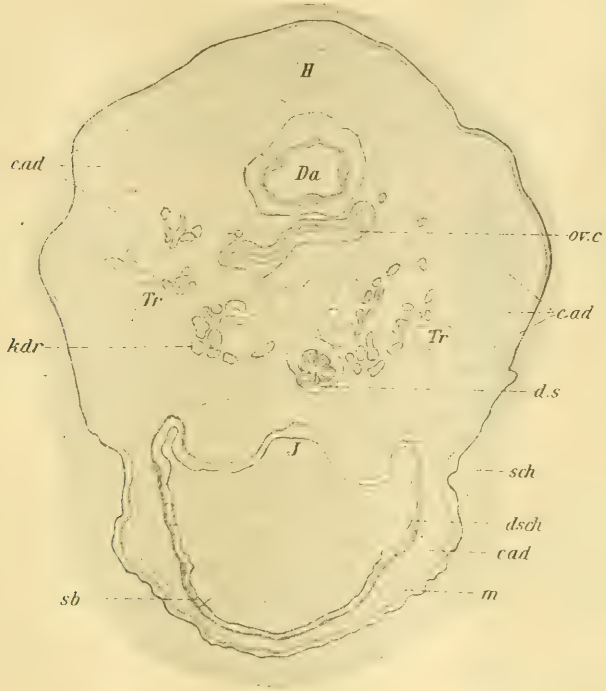
Als Anhang und Ergänzung der Befunde von Illig (11) soll dann noch eine etwas eingehendere histologische Beschreibung der Duftpinsel der Männchen von *Danais septentrionalis* und *Euploea asela* folgen.

I. Zu Duftapparaten umgewandelte Schuppen- oder Borstenkomplexe.

a. Das Duftbüschel von *Gonopteryx rhamni* ♀.

(Fig. 15—17.)

Als erstes hierher gehöriges Duftorgan möge das von unserm überall verbreiteten Zitronenfalter einer näheren Betrachtung unterzogen werden. Es besteht aus einem großen, dichten Duftschuppenbüschel, das in normalem Zustand in der ventral tiefer eindringenden Intersegmentalfalte zwischen dem siebenten und achten Leibesring verborgen liegt. Dies ist wohl auch der Grund dafür, daß es bis jetzt unbekannt geblieben ist. Nur durch einen reinen Zufall wurde ich auf dieses Duftorgan aufmerksam. Zu Beginn meiner Arbeit wollte ich mich an Schnittserien von *Gonopteryx rhamni* über die innere Organisation, vor allem aber über die weiblichen Geschlechtsorgane der Schmetterlinge orientieren. Hierbei fiel mir am Eingang zur Bursa copulatrix ein größerer Schuppenkomplex auf, dessen einzelne Schuppen schon bei schwächerer Vergrößerung auf eine besondere Funktion schließen ließen. Daraufhin habe ich mir dann eine größere Anzahl von *Rhamni*-Weibchen nach verschiedenen Methoden konserviert. Ende August flogen sie in Mengen in unserm Garten, angelockt durch verschiedene Phloxarten, von deren Blüten ich sie leicht mit der bloßen Hand abnehmen konnte. Zwei Exemplare veranlaßte ich durch leichten Druck auf den proximalen Teil des Abdomens zur Entfaltung ihres Duftorgans, und es gelang mir, sie in diesem Zustande zu fixieren. Fig. 15 gibt uns ein Bild von einem herrlich entfalteten Duftbüschel bei ungefähr siebzehnfacher Vergrößerung. Schon mit unbewaffnetem Auge kann man es erkennen, wenn man erst einmal darauf aufmerksam gemacht worden ist. In der Fig. 15 sind die letzten vier Abdominalsegmente dargestellt, von denen das sechste und siebente keinerlei Veränderungen zeigt. Die beiden letzten Segmente dagegen verengen sich nach hinten zu stark konisch und können zum Zwecke der Eiablage weit hervorgestreckt werden. Das Ende des Abdomens ist also zu einem Ovipositor umgemodelt worden. Normal ist das achte Segment teleskopartig in das siebente zurückgezogen. Von den vorhergehenden unterscheidet es sich ferner dadurch, daß es keine Schuppen trägt und distal nach außen von einer starken, glatten Spange (*chs*) aus braunem Chitin begrenzt wird. Nach innen zu dagegen umschließt es mit einem aus farblosem Chitin bestehenden, reichlich gefalteten Ringwulst den mehr dorsal gelegenen eigentlichen Ovipositor, der aus einer Verschmelzung und weiteren Differenzierung des neunten und zehnten Segments hervorgegangen ist. Letzteres trägt an seinem Ende die für alle Schmetterlingsweibchen charakteristischen Endplatten (*labd*), die von STITZ (31) als »Laminae abdominales«, von andern Autoren als »Valves« bezeichnet worden sind. Diese Laminae abdominales sind immer dicht besetzt mit mehr oder weniger langen Borsten (*sb*), die basal in einen starken Chitinringwall eingelenkt sind. Da ich sie regelmäßig innerviert gefunden habe, so handelt es sich sicherlich um Sinnesborsten, die bei der Begattung oder der Eiablage eine Rolle spielen. Bei unsern *Rhamni*-Weibchen tragen die Valves jederseits noch ein kleines Horn, das ebenfalls von Borsten reich besetzt ist. Dorsal berühren sie sich in der Mittellinie, ventral aber weichen sie auseinander. Zwischen ihnen liegt in einer Furche die Anal- und Genitalöffnung. Beide Mündungen treffen wir immer dicht nebeneinander, und zwar dorsal die Analöffnung, ventral davon die Mündung des Oviductus communis oder die sekundäre Geschlechtsöffnung. Die primäre Geschlechtsöffnung oder das Orificium der Bursa copulatrix ist bei allen Schmetterlingen ziemlich konstant auf der Ventralseite des achten Segments dicht an der Grenze des siebenten gelegen. Bei *Rhamni* mündet die Bursa copulatrix, oder besser gesagt, die Cervix derselben, tief im Grunde des ventral außerordentlich tief eingreifenden, großen Intersegmentalraumes. An der tief nach innen umgeschlagenen Wandung des siebenten Abdominalsegments stehen nun ventral in großer Zahl die zu dem Duftbüschel gehörigen Schuppen. Noch besser orientiert uns über die Lageverhältnisse des Duftbüschels ein Querschnitt durch den distalen Teil des siebenten Leibesringes, wie er in Textfig. 6 stark schematisiert dargestellt worden ist. Das Abdomen finden wir hier prall angefüllt von dem Corpus adiposum, in dem alle Organe eingebettet liegen. Von der dorsalen Seite ausgehend, treffen wir die einzelnen Organe in folgender Reihenfolge: Zunächst das Herz als einen im Querschnitt annähernd dreieckig gestalteten Schlauch (*H*), darunter den Enddarm mit einer mächtigen Muscularis (*Da*), dann den Oviductus communis (*ov.c*) und den Ductus seminalis (*d.s*), beide ebenfalls mit Ring- und Längsmuskeln ausgestattet. Ganz ventral stoßen wir endlich auf den großen Intersegmentalraum (*J*), der mit Schuppenquer- und -längsschnitten vollständig vollgepfropft ist. Schon bei schwacher Vergrößerung sieht man, daß diese Schuppen die auf der Körperoberfläche gelegenen Deckschuppen (*sch*) an Größe und Dicke bedeutend übertreffen.

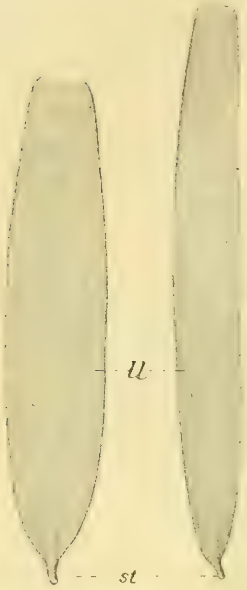


Textfig. 6.

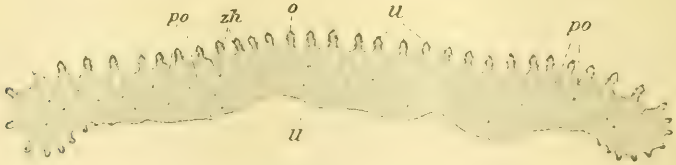
Querschnitt durch das siebente Abdominalsegment von *Gonopteryx rhamni* ♀. Das Duftbüschel ist in die große Intersegmentalfalte zurückgezogen. Vergr. 25 : 1.

Ich bin absichtlich an der Hand der Arbeiten von Stitz (31) und Petersen (20) etwas eingehender auf diese Lagerungsverhältnisse eingegangen, weil wir sie bei den übrigen zu beschreibenden Formen in ähnlicher Weise wiederfinden.

Wir wenden uns nunmehr dem feineren anatomisch histologischen Bau dieses Duftorgans zu. Die das Duftbüschel zusammensetzenden Duftschuppen (*dsch*) sitzen, wie schon oben erwähnt, nur an der von



Textfig. 7.
Zwei verschieden große Duftschuppen aus dem Duftbüschel von *Gonopteryx rhamni* ♀. Vergr. 105 : 1.



Textfig. 8.
Querschnitt durch eine Duftschuppe von *Gonopteryx rhamni* ♀. Vergr. 1000 : 1.

dem siebenten Leibesringe gebildeten ventralen Wandung des Intersegmentalraumes, nicht an der zum achten Segment gehörigen dorsalen Wand, die vollständig glatt ist, also weder Schuppen, Borsten noch sonstige Chitingebilde auf ihrer Oberfläche trägt. Zwischen den Duftschuppen stehen vereinzelt lange, starre und innervierte Chitinborsten (*sb*), die in eine sehr feine Spitze auslaufen. Die Duftschuppen selbst (Textfig. 7) sind vollkommen weiß und haben die Gestalt einer langen, schmalen Schaufel, lassen demgemäß einen deutlich abgesetzten Schuppenstiel und eine lange Schuppenspreite erkennen. Ihre Länge schwankt zwischen 0,62 und 0,71 mm, ihre Breite zwischen 0,09 bis 0,12 mm. Hinsichtlich ihrer Dicke übertreffen sie die gewöhnlichen Schuppen um mehr als das Vierfache, denn sie beträgt bei den Duftschuppen 0,01 mm, bei den Deckschuppen dagegen nur 0,0025 mm. Zur Untersuchung der einzelnen Schuppen wurden einige mit einer feinen Pinzette unter der binoculären Lupe vorsichtig herausgezogen und in Glyzerin übergeführt, in welcher Flüssigkeit sich wegen des geringeren Brechungskoeffizienten der feinere Bau am besten studieren läßt. Bei Anwendung von Immersion ist dann leicht festzustellen, daß die Schuppen auf ihrer Oberseite mit Längsleisten (*ll*) ausgestattet, auf der Unterseite dagegen vollständig glatt sind. Aus dem Querschnitt (Textfig. 8) ergibt sich ferner, daß die Längsleisten auch an den Schuppenrändern entlang ziehen, nach der Unterseite zu aber immer flacher werden und bald gänzlich verschwinden. Die Längsleisten sind nun nicht glatt, wie wir es von den bisher beobachteten Duftschuppen gewohnt sind, sondern mit kleinen Protuberanzen in Gestalt von kleinen Zähnchen oder Höckerchen versehen (Fig. 16 und Textfig. 8 *zh*). Besonders deutlich gewahrt man diese bei den am Rande verlaufenden Leisten, wo wir sie im Profil vor uns haben. Zwischen den Chitinlängsleisten ist die dünne Duftschuppenwandung mit verschieden großen Porenöffnungen durchsetzt, die in das innere maschige Gewebe hineinführen. Letzteres besteht aus einem zarteren Chitingerüst, das sich aus feinen, unregelmäßig miteinander anastomosierenden Chitinbälkchen zusammensetzt. In dem Innern der Schuppen sieht man öfters dunkle Pünktchen. Ob es sich hier um ein fein verteiltes Secret, Pigment oder um dickere Knotenpunkte der Chitinbälkchen handelt, habe ich nicht mehr entscheiden können.

Die Duftschuppen sitzen mit ihrem relativ langen Stielchen (*st*) in einer mächtig entwickelten Cuticula (Fig. 17 *a* und *b cut*), deren Oberfläche außerordentlich reich gefaltet ist und deren einzelne parallel geschichtete Chitinlamellen man noch deutlich erkennen kann. Die Alveolen repräsentieren nun nicht mehr ein Chitindoppelsäckchen, wie dies für die auf den Flügeln gelegenen allgemein die Regel ist, sondern einen einfachen, 0,03 mm langen Porenkanal, der die Cuticula fast immer senkrecht durchbricht und dessen Wandung ebenso stark chitinisiert ist, wie der in ihm sitzende Duftschuppenstiel. Im unteren Teile nimmt der Kanal mehr glockenförmige Gestalt an, und gleichzeitig spaltet sich die untere Porenkanalwandung in eine äußere und innere Chitinlamelle. Die innere geht dann mit einem zarten Chitinringbändchen direkt in den Mantel des Duftschuppenstieles über, welch letzterer gleich darauf eine kleine ringförmige Anschwellung erkennen läßt. Gerade unterhalb dieser Anschwellung pflegt der Schuppenstiel immer abzureißen, wenn man mit einer Pinzette die Schuppe herauszieht. Nach der Cuticula zu kann die Wandung des Porenkanals an manchen Stellen ausgezackt sein, wie dies in Fig. 17 *b* (*za*) deutlich zu sehen ist. Das Chitin der Cuticula nimmt an dieser Stelle dann meist etwas strähnige Beschaffenheit an.

Was die zugehörigen Drüsenzellen anlangt, so habe ich mich zu ihrem Studium lediglich auf meine Schnittserien beschränken müssen, da bei der dicken Cuticula an Totopräparaten wenig zu sehen war. Die Drüsenzellen sind Abkömmlinge der Hypodermiszellen und haben deren Charakter in ihrer flächenhaften Ausbildung noch deutlich bewahrt. Meist sind auch die Zellkonturen zwischen Drüsen- und Hypodermiszellen nur noch schwer nachweisbar. Fig. 17 *a* zeigt uns in der Drüsenzelle einen einzigen langgestreckten Kern. In Fig. 17 *b* hat es dagegen den Anschein, als ob die Drüsenzelle mehrkernig wäre, da hier drei Kerne angeschnitten sind. Nach längerem Verfolgen der einzelnen Zellen auf den aufeinander folgenden Schnitten kommt man aber leicht zu der Überzeugung, daß die Kerne zusammengehören und einen einzigen, höchst unregelmäßig gestalteten Kern darstellen nach Art der Kerne in den MALPIGHIschen Gefäßen. Das Protoplasma der Drüsenzellen ist dicht und fein granuliert und außerdem reich an vielen kleinen Vacuolen (*v*). Manchmal sieht es aus, als ob der ganze Kern (Fig. 17 *a dk*) in einer großen Vacuole zu liegen käme, denn in sehr vielen Fällen habe ich rings um ihn herum einen hellen Hof nachweisen können. Alle Drüsenzellen besitzen einen wohl ausgebildeten Drüsenkanal, der je nach der Schnittrichtung mehr oder weniger gut zutage tritt. Ein eigentliches, weites Secretreservoir (Canal collecteur), wie wir es bei den Drüsenzellen der Pterophoriden vorgefunden haben, ist hier anscheinend nicht zur Ausbildung gelangt. Der im Grunde der Drüsenzellen mehr flächenhaft entwickelte Drüsenkanal verschmälert sich nach der Alveole zu und mündet dann mit breiter Öffnung in den hohlen Duftschuppenstiel (*st*).

Über die chemische Zusammensetzung und die Eigenschaften des Secretes kann hier ebenfalls nichts ausgesagt werden. Höchstwahrscheinlich handelt es sich aber wieder um ein leicht verdunstendes ätherisches Öl, das durch Capillarattraktion in das innere maschige Gewebe der Duftschuppe gelangt und von hier aus durch die feinen Poren zwischen den Chitinlängsleisten leicht nach außen verdunsten kann. Irgend einen von dem Duftbüschel ausgehenden typischen Geruch habe ich auch nicht wahrnehmen können. Wir müssen also annehmen, daß der Duft noch nicht so intensiv ist, um von unsern Riechzellen percipiert zu werden.

Die Entfaltung des Duftbüschels erfolgt sicherlich durch den Blutdruck. Beim Zurücktreten des Blutes kehrt dann auch das Duftorgan infolge der Elastizität der Intersegmentalfalte, an deren ventralen Wandung die Duftschuppen sitzen, in seine normale Lage zurück, ohne daß besondere Retractoren dazu in Tätigkeit treten müssen.

b. Die Duftbüschel von *Euploea asela* ♀.

(Fig. 18—22.)

Viel Ähnlichkeit mit dem soeben beschriebenen Duftorgan von *Gonopteryx rhamni* haben die Duftbüschel der Weibchen von *Euploea asela*.

Zur Untersuchung stand mir leider nur ein Exemplar zur Verfügung, das mir Herr Prof. Dr. Doflein nebst einigen Männchen von derselben Art und von *Danais septentrionalis* in liebenswürdiger Weise zur Bearbeitung überlassen hat. Das Weibchen von *Euploea asela* wurde am 9. Januar 1905 bei Madawachchi (Nordceylon) gefangen und mit Sublimat-Alkohol konserviert. Es handelt sich um eine dort am Rande der Dschungels, an Lichtungen, Wegerändern und in der Nähe der Ortschaften sehr häufig vorkommende Art. Mit dem Material sandte mir Doflein auch gleichzeitig seine nach dem lebenden Tiere gemachten Skizzen, nach denen Fig. 28, das Hinterleibsende des Weibchens mit den entfalteten Duftbüscheln darstellend, gezeichnet worden ist. Die Männchen derselben Art besitzen die durch Fritz Müller zuerst bekannt gewordenen, herrlichen Duftpinsel, auf deren histologischen Bau zum Schlusse dieser Arbeit noch etwas näher eingegangen werden soll. Doflein teilt mir zu dem übersandten Exemplar mit, daß die Weibchen dieser Gattung ebenfalls am Hinterleibsende Borstenbüschel haben, welche sich aber sehr stark von denjenigen der Männchen unterscheiden und ganz andre Bildungen seien. Irgend einen Duft, der von diesen Büscheln ausströmen könnte, hat er nicht wahrgenommen. Auch die Männchen der zugehörigen Art hatten damals einen kaum wahrnehmbaren Duft, was Doflein mit dem dort gerade vorherrschenden feuchten Wetter in Zusammenhang bringt. Da mir, wie schon oben erwähnt, nur ein einziges Exemplar zur Verfügung stand, so mußte ich bei meinen Untersuchungen mit der größten Vorsicht zu Werke gehen, um es nach allen Richtungen hin möglichst auszunutzen.

Das Duftorgan der Weibchen von *Euploea asela*, das ebenso wie das von *Rhamni* einer besonderen Entfaltung bedarf, besteht aus zwei getrennten Duftbüscheln: Erstens aus einem ventral in dem Intersegmentalraum zwischen dem siebenten und achten Abdominalsegment gelegenen paarigen Duftbüschel (Fig. 18 und 19 *dbp*) und zweitens aus einem kranzförmig um den Ovipositor angeordneten Duftbüschel (*dbk*). In normalem Zustande, d. h. wenn die Duftbüschel nicht zur Entfaltung gelangt sind, sieht man eigentlich nur das am distalen Ende des achten Leibringes gelegene kranzförmige Duftbüschel, das mit seinen langen, fransenförmigen Duftschuppen sich dem Ovipositor eng anschmiegt, so daß die Laminae abdominales oder Valves fast ganz verdeckt sind. Von dem paarigen Duftbüschel zwischen siebentem und achtem Segment sind nur die äußersten Spitzen der in der Tiefe des Intersegmentalraumes sitzenden Dufthaare zu erkennen (Fig. 18). Beide unterscheiden sich außerdem noch dadurch, daß das paarige aus Dufthaaren, das kranzförmige dagegen aus langgestreckten Duftschuppen zusammengesetzt ist. Fig. 18 stellt die vier letzten Abdominalringe in normalem Zustande von der Seite gesehen dar, gezeichnet nach dem einzigen mir vorliegenden Exemplar. Fig. 19 gibt uns ein Bild von den vollständig entfalteten Duftbüscheln, gezeichnet an der Hand zweier Skizzen, die Doflein nach den lebenden Tieren entworfen hat. Die Entfaltung wird höchstwahrscheinlich wieder durch Blutdruck bewerkstelligt, wodurch das achte Segment, das normal tief in das siebente zurückgezogen ist, weit hervorgepreßt wird und die Dufthaare in einer Ebene ausgebreitet werden. Gleichzeitig werden die sonst den Valves dicht anliegenden Randduftschuppen zur Seite gelegt und gesträubt, so daß das äußerste Ende des Abdomens, von oben betrachtet, wie eine Chrysanthemumblüte aussieht. Das kranzförmige Duftbüschel denke ich mir dadurch zur Entfaltung gebracht, daß die zwischen den Laminae abdominales und dem achten Segment befindlichen, elastischen Intersegmentalfalten (*fa*, Fig. 20) prall mit Blut angefüllt und aufgetrieben werden. Hierdurch wird der mit Duftschuppen besetzte Rand zur Seite gedrückt, und die Duftschuppen kommen in eine zur Längsachse des Tieres senkrechte Lage.

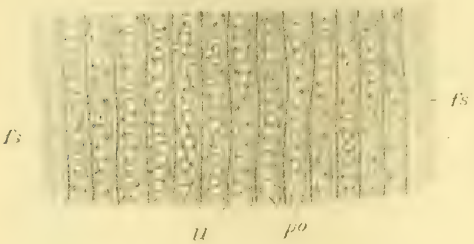
Nachdem ich mich so über die äußeren morphologischen Verhältnisse genügend informiert hatte, habe ich dann das Hinterleibsende des mir zur Verfügung stehenden Exemplares in Horizontalschnitte zerlegt, weil mir diese der Lage der Duftbüschel nach am instruktivsten zu sein schienen. In der Fig. 20 ist der in Betracht kommende Teil eines solchen Längsschnittes in der Richtung des in Fig. 18 gezeichneten Pfeiles zur Darstellung gebracht worden. Auch hier finden wir ähnlich wie bei *Rhamni* das Abdomen angefüllt mit dem Corpus adiposum (*cad*), in dem die einzelnen Organe wie verpackt liegen. Ganz distal gewahren wir auf den Horizontalschnitten zunächst die Querschnitte durch die Duftschuppen, die zu dem kranzförmigen Duftbüschel gehören, darunter die vielfach gefältelte Cuticula mit der die Drüsenzellen enthaltenden Hypodermis. Links davon geht die Cuticula in zwei bis drei größere Falten über (*fa*), die für die Entfaltung des oberen Büschels von großer Wichtigkeit sind. Nach der andern Seite zeigt sie eine kurze Strecke lang keinerlei Faltungen. Dagegen ist sie hier nach außen zu belegt mit einer harten, schützenden Schicht aus braunem Chitin. Da, wo das siebente Segment distal in die Intersegmentalfalte übergeht (Fig. 20 x), verschwindet diese braune Chitinschicht, und die Chitinhaut wird wieder außerordentlich faltenreich bis in die Tiefe des Intersegmentalraumes. Gerade auf diese faltenreiche Gegend wird das durch Kontraktion der vorderen Abdominalringe nach hinten gepreßte Blut am meisten seinen Druck ausüben und folglich das achte Segment ventral weit nach außen vorschieben. Die nur wenig gefältete ventrale Wandung des Intersegmentalraumes enthält nun ebenso wie bei *Rhamni* die zu den Dufthaaren gehörenden Drüsenzellen (*D*). In dem Intersegmentalraum selbst begegnen wir einer großen Anzahl von Querschnitten durch die dunkelbraun pigmentierten Dufthaare (*dh*). Einen wesentlichen Schutz findet das paarige Duftbüschel in der Ruhe noch dadurch, daß der Eingang zum Intersegmentalraum (*J*) vollständig abgesperrt wird durch lange Randschuppen, die wir hier im Längsschnitt vor uns haben.

Die das siebente Abdominalsegment nach außen begrenzende Cuticula baut sich merkwürdigerweise aus drei deutlich markierten Chitinschichten auf. Wir haben demgemäß zu unterscheiden 1) eine äußere, braun gefärbte, harte, 2) eine mittlere, gelblich gefärbte, weniger harte und 3) eine innere, fast farblose, weiche Chitinlage. An der Stelle, wo die Chitinhaut nach der Intersegmentalfalte umbiegt, hört zunächst die äußere, braune Schicht auf, später auch die innere, und nur die mittlere setzt sich in die Falte fort, so daß diese begrenzt wird von einer einzigen homogenen Chitinschicht.

Textfig. 9.
Duftschuppe aus d. oberen kranzförmigen Duftbüschel v. *Euploea asela* ♀. Vergr. 105 : 1.

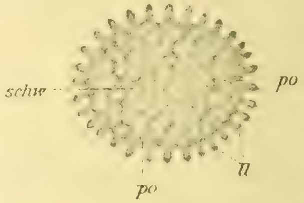
Wir wenden uns nunmehr dem feineren Bau der Dufthaare, Duftschuppen und Drüsenzellen zu. Die Duftschuppen (Textfig. 9) aus den kranzförmigen Büschel sind ähnlich gestaltet wie die langen Fransenschuppen, die wir gewöhnlich am Rande des Schmetterlingsflügels antreffen. Sie sind braun gefärbt und an ihrem distalen Ende in zwei Zipfel gespalten. Der proximal vollständig hohle Stiel geht wiederum nur ganz allmählich in eine lange Spreite über, die an ihrer breitesten Stelle ungefähr 0,09 mm mißt. Die Länge der Duftschuppen beträgt durchschnittlich 0,79 mm. Mit unbewaffnetem Auge sind sie daher schon leicht wahrnehmbar. Auf jeder Seite verlaufen etwa 15 Chitinlängsleisten (*ll*), die nach dem Stiele zu konvergieren und an Zahl abnehmen. Sie springen ziemlich weit vor, sind aber nicht glatt, sondern in unzählige kleine Fransen zerschlissen, die man besonders gut bei den am Rande verlaufenden Leisten erkennen kann (Textfig. 10 *fs*). Höchstwahrscheinlich dienen diese Fransen lediglich zur Vergrößerung der Oberfläche. um das Verdunsten des Secretes zu beschleunigen. Die Chitinlängsleisten lassen zwischen sich breitere Zwischenräume frei, in denen die Poren (*po*) in großer Zahl gelegen sind. Letztere finden wir hier dicht hintereinander. manchmal sogar zu zweit nebeneinander.

Die Duftbaare aus dem paarigen Duftbüschel zeigen im wesentlichen denselben Bau. Sie sind, wie schon der Name sagt, walzenförmig gestaltet und etwas länger als die Duftschuppen, erreichen also fast die Länge von 1 mm. Auf ihrer Oberfläche (Textfig. 11) tragen sie ungefähr 31 gleichfalls weit vorspringende Längsleisten. die namentlich an ihrem oberen Ende lang und fein gefranst sind, wodurch das Haar selbst ein bürstenartiges Aussehen erhält. Auf Querschnitten (Textfig. 11) lassen sich die in das Innere des Haares führenden Poren (*po*) leicht nachweisen. Das innere schwammige Gewebe baut sich auf aus unregelmäßig miteinander anastomosierenden, aber kräftigeren Chitinbälkchen.



Textfig. 10.

Teil der Duftschuppenoberfläche von *Euploea asela* ♀.
Vergr. 800 : 1.



Textfig. 11.

Querschnitt durch ein Dufthaar aus dem unteren paarigen Duftbüschel von *Euploea asela* ♀. Vergr. 1000 : 1.

Die Alveolen (Fig. 21 und 22 *al*), in denen die Schuppen und Haare eingefügt sind, durchsetzen die Cuticula nur ungefähr bis zur Hälfte und ragen wie kleine Krater etwas geneigt zur Oberfläche hervor. An sie heran tritt, von innen her die Cuticula durchbrechend, ein breiter Zellfortsatz, der zu der entsprechenden Drüsenzelle (*D*) gehört. Die Wandungen der Alveolen sind ebenso wie die Stiele der Duftschuppen und Haare stark chitinös. Beide stehen wiederum durch ein zarteres Chitinbändchen miteinander in Verbindung.

Unter den Duftschuppen und Dufthaaren begegnen wir auf den Längsschnitten (Fig. 21 und 22) großen, einzelligen Duftdrüsen, die aus den Hypodermiszellen hervorgegangen sind. Leider waren diese Drüsenzellen nicht so gut konserviert, wie das noch zu schildernde, in den Duftpinseln der Männchen gelegene Drüsenepithel. Die zu den

Dufthaaren gehörigen Drüsenzellen (Fig. 22 *D*) haben mehr cylindrische Gestalt, was durch den langen Fortsatz bedingt ist, den die Zellen durch die Cuticula hindurch zu den Alveolen hinsenden. Im Basalteile der Drüsenzelle ist ein großer rundlicher Kern (*dk*) mit reichlichem Chromatin gelegen. In dem distalen Fortsatz der Zelle treffen wir immer einen schön ausgebildeten Drüsengang (*dc*), umgeben von einer hellen Zone (*hz*) wenig oder gar nicht gefärbter Protoplasmalamellen, die senkrecht zum Kanal gestellt sind. Anfangs ist das Lumen des Kanals sehr eng und erweitert sich erst kurz vor seiner Mündung in den hohlen Stiel des Dufthaares. Etwas flächenhafter sind die unter den Randduftschuppen befindlichen Drüsenzellen entwickelt. Dementsprechend sind auch die Kerne (*dk*) meist unregelmäßig gestaltet und deshalb im Schnitt manchmal zweimal getroffen. Ebenso verbreitert sich auch der Drüsenkanal (*dc*) im basalen Teile der Zelle und weist hier ein großes Lumen auf, das meist in unmittelbarer Nähe des Kernes zu liegen kommt.

c. Das paarige Duftbüschel von *Stilpnotia salicis* ♀.

(Fig. 23—24.)

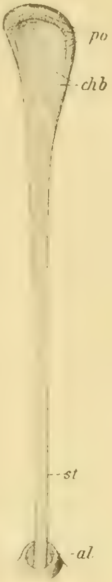
Die vier folgenden Dufteinrichtungen sind Weibchen unsrer einheimischen Bombyciden eigentümlich. Als erste von ihnen soll das paarige Duftbüschel der Pappelspinnerweibchen, *Stilpnotia salicis*, beschrieben werden.

Die Weibchen dieser Art sind im Vergleich zu den Männchen weit weniger flugkräftig, was mit der ungewöhnlich mächtigen Entwicklung der Ovarien in Zusammenhang steht. Sie sitzen meist ruhig an einem Baumstamm und wagen höchstens einen kurzen Flug von einer Pappel zur andern. Bedeutend lebhafter sind dagegen die Männchen. Schon bei Eintritt der Dunkelheit fliegen sie munter einher, um die unbefruchteten Weibchen aufzusuchen und zu begatten. Infolge ihres ungemein scharfen Geruchssinnes, der seinen Sitz in den großen gekämmten Fühlern hat, fällt es ihnen nicht schwer, die Weibchen aufzuspüren. Besonders auffallend ist auch bei dieser Art der Größenunterschied der Antennen von Männchen und Weibchen. Der Geruchssinn scheint also beim weiblichen Geschlecht stark rückgebildet zu sein. Da nun die Männchen nur vermöge ihres außerordentlich fein ausgebildeten Geruchssinnes in der Dunkelheit die Weibchen auffinden können, so muß von letzteren ein ziemlich intensiver Geruch ausströmen. Bei unsern *Salicis*-Weibchen glaube ich nun eine Einrichtung gefunden zu haben, von der dieser Lockduft ausgeht, nämlich ein am unteren Rande der Laminae abdominales gelegenes paariges Duftbüschel. Leider war es mir und auch Bekannten, denen ich ein frisch geschlüpftes Weibchen unter die Nase hielt, nicht möglich, irgend einen von diesem Büschel ausströmenden Geruch wahrzunehmen. Jedoch glaube ich trotzdem aus den anatomisch-histologischen Verhältnissen mit Sicherheit auf eine Duftvorrichtung schließen zu dürfen.

Ehe wir auf den anatomischen Bau des Duftorgans näher eingehen, wird es angebracht sein, auf die topographischen Verhältnisse der äußeren Geschlechtsorgane und des Duftbüschels einen kurzen Blick zu werfen. Bei den Weibchen unsrer Pappelspinner sind die letzten Abdominalsegmente nicht wie bei *Rhamni* und *Euploea asela* nach hinten zu stark konisch verengt. Das Abdomen schließt vielmehr mit einem breiten, sogenannten Afterfeld ab (Fig. 23). In der Aufsicht haben wir die drei letzten Segmente (achtes, neuntes und zehntes) nahezu in einer Ebene vor uns. Das siebente Segment zeigt noch im großen und ganzen den Habitus der vorhergehenden, nur mit dem Unterschied, daß das Sternit distal mit einer großen, schwarzbraun gefärbten Chitinplatte (*chp*) endigt, unter welcher das Orificium der Bursa copulatrix gelegen ist. Am Rande trägt dieser Leibesring außerdem noch lange, fransenförmige Schuppen, die das ganze Afterfeld einrahmen. Ähnlich wie bei *Rhamni* ist auch hier das achte Segment tief teleskopartig in das siebente zurückgezogen und mit Ausnahme eines ganz kleinen Bezirkes weder mit Schuppen noch mit Borsten besetzt. Nach außen wird es begrenzt von einer braunen, außerordentlich harten Chitinspange, nach innen zu bildet es rings um das Endsegment eine relativ breite Intersegmentalfalte, die mit einer farblosen, außerordentlich reichlich gefalteten Cuticula ausgestattet ist. Seinen Abschluß findet das Abdomen in den bei *Salicis* ungewöhnlich großen Laminae abdominales, welche weder dorsal noch ventral in der Medianebene zusammenstoßen. Nach der Mitte zu lassen sie durch ihre lyraförmig geschwungenen Ränder eine große Öffnung frei. Aus dieser ragt mehr ventral eine kegelförmige Erhebung hervor, die ihrerseits in einer mittleren Furche Anal- und Geschlechtsöffnung in sich birgt. Gestützt werden die Laminae am Übergang zum achten Segment durch je eine spangenartige Chitinverdickung (*chs*). Ventral umfassen diese die Laminae nicht vollständig. Die ganze Oberfläche der Laminae ist dicht besetzt mit mehr oder weniger langen Chitinborsten, die sämtlich innerviert sind.

Nachdem wir uns über die im Afterfeld auftretenden, äußeren morphologischen Verhältnisse Aufschluß verschafft haben, wenden wir uns dem anatomischen Bau des Duftorgans zu. Das an dem lyraförmig geschwungenen, unteren Rande der Laminae abdominales befindliche paarige Duftbüschel setzt sich zusammen aus symmetrisch zu der Anal- bzw. Genitalfurche angeordneten Duftlöffeln (*dl*). Phylogenetisch werden sich die Duftlöffel wohl aus den langen Sinnesborsten, die ja in großer Zahl auf der Oberfläche der Laminae verteilt stehen, herausgebildet haben. Für eine solche Annahme spricht die Tatsache, daß auch sämtliche Duftlöffel ebenso wie die Borsten innerviert sind. Der beste Beweis hierfür ist aber der, daß Übergänge von den gewöhnlichen Borsten zu den Duftlöffeln sehr häufig anzutreffen sind. Solche stellen sich als Borsten dar, die nicht in eine feine Spitze auslaufen, sondern distal mit einer flachen Endplatte abschließen. Diese Endplatte braucht dann nur noch etwas konkav zu werden, und der Duftlöffel ist fertig.

Die eigentlichen Duftlöffel (Textfig. 12) sind verschieden lang. Am mehr ventral gelegenen Rande der Laminae sind sie kürzer, nach oben zu (Fig. 23) werden sie länger und zeigen dann eine leichte **S**-förmige Biegung. Ihre durchschnittliche Länge beträgt etwa 0,4—0,5 mm, eine Größe, welche auch die langen Sinnesborsten meist erreichen. Jeder Duftlöffel besteht aus einem langen, hohlen Stiel (*st*) und einem löffelartig verbreiterten Endabschnitt. Die konkave Seite des Löffels ist immer von der Körperoberfläche weggekehrt. Das Lumen des Stieles erweitert sich nach dem Löffel zu ganz allmählich und läßt von hier ab in seinem Innern kleine Chitinbälkchen (*chb*) erkennen, welche die konkave mit der konvexen Seite des Löffels als Stützpfeiler miteinander verbinden. Wichtig ist nun, daß die konkave Seite des Löffels wie ein Sieb von ganz kleinen Poren (*po*) durchlöchert ist. Ein durch den Stiel in die löffelartige Erweiterung gelangtes Secret kann also leicht durch diese Poren nach außen treten und auf der konkaven Fläche verdunsten.



Textfig. 12.
Duftlöffel aus dem paarigen Duftbüschel von *Stilpnotia salicis* ♀. Vergr. 168 : 1.

Die Alveolen, in denen die Duftlöffel und Sinnesborsten verankert sind, stellen einen einfachen Porenkanal mit stark chitinisierter Wandung dar. Von oben gesehen (Textfig. 13), scheinen die Stiele in einem dicken Chitinringwall zu sitzen. In der Art und Weise der Einfügung in den Alveolen stimmen die Duftlöffel und Sinnesborsten ebenfalls vollkommen überein. Die Verbindung zwischen Alveole und Stiel wird nämlich bei beiden vermittelt durch ein strähniges Chitinringband (*chba*).

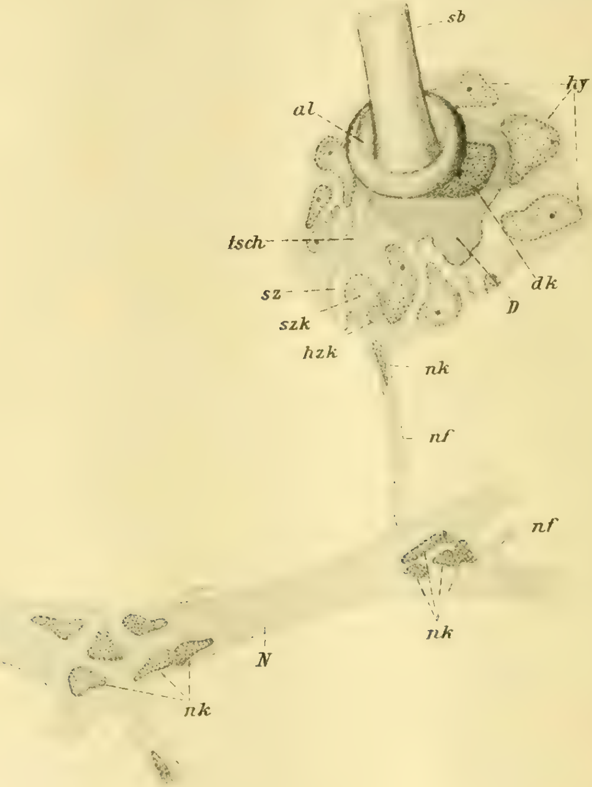
Die Cuticula, in der die Alveolen etwas schräg zur Oberfläche liegen, erweist sich meistens als eine homogene Chitinschicht (*cut*). Nur an einigen Stellen ließ sich eine undeutliche Lamellierung erkennen. Auf ihrer Oberfläche ist sie mit kleinen, massiven Chitinstacheln ausgerüstet, die kontinuierlich in sie übergehen, also nicht eingelenkt sind wie die Borsten und Duftlöffel.

Besonders interessant sind nun die feineren histologischen Verhältnisse der unter dem Duftbüschel gelegenen Hypodermis, die wegen der Dicke der darüberliegenden Cuticula nur auf Schnitten dem Studium zugänglich ist (Fig. 24). Zunächst fallen uns unter der Cuticula (*cut*) enorm große Zellen auf. Es sind dies die zu den Duftlöffeln gehörigen Duftdrüsenzellen (*D*), die aus den Hypodermiszellen hervorgegangen sein müssen. Sie repräsentieren große, sackförmige Zellen, deren Querdurchmesser etwa 0,04 mm, deren Längsdurchmesser etwa 0,07 mm mißt. Ihr Protoplasma ist dicht und fein granuliert und äußerst empfänglich für alle Farbstoffe. In den Basalteil der Zellen kommt der Kern (*dk*) mit einem intensiv gefärbten, großen Nucleolus (*n*) zu liegen. Er ist meist unregelmäßig gestaltet und zeigt grobkörniges Chromatin, wodurch er sich sehr scharf von dem umgebenden Plasma abhebt. An manchen Stellen ist das Chromatin in eigentümlicher Weise angeordnet. Man bekommt den Eindruck, als ob feine Gänge von dem Plasma in das Innere des Kernes führten. Diese Oberflächenvergrößerung durch Faltung läßt auf eine rege Beteiligung an der Secretion schließen. Über dem Kern treffen wir konstant ein großes Secretreservoir (*r*), umgeben von einer aus radiär gestellten Protoplasmalamellen gebildeten hellen Zone (*hz*). Der Sammelkanal (*r*), dessen größte Breite ungefähr 0,025 mm beträgt, verengt sich nach oben und mündet dann, immer noch von der hellen Zone umgeben, direkt in den hohlen Stiel des Duftlöffels. Das Innere des Reservoirs ist sehr oft angefüllt mit einer fein gekörnten Substanz, dem Secretionsprodukt. In etwas feinerer Verteilung finden wir dieses Secret auch in dem Stiel und in dem Lumen der löffelartigen Erweiterung wieder. Weiteres über die Eigenschaften und die chemische Zusammensetzung dieses Secretes vermag ich leider nicht auszusagen.

Die die Drüsenzellen umgebenden Hypodermiszellen zeigen langgestreckte cylindrische Form und schmiegen sich den großen, sie zur Seite drängenden Drüsenzellen eng an. Ihre Kerne sind länglich keilförmig gestaltet und mit einem kleinen Nucleolus versehen. Die Zellkonturen zwischen den einzelnen Hypodermiszellen (*hyz*) lassen sich immer nur sehr schwer nachweisen.

Es ist bereits oben mehrfach darauf hingewiesen worden, daß die

Duftlöffel ebenso wie die Sinnesborsten innerviert sind. Die Art und Weise der Innervation ist bei beiden vollkommen die gleiche. Die an die Duftlöffel und Sinnesborsten herantretenden Nerven gehen aus von dem meist im sechsten Segment gelegenen, sogenannten Ganglion genitale, das aus mehreren Ganglienknoten durch Verschmelzung hervorgegangen ist und sich demgemäß auch durch seine Größe auszeichnet. Dieses Ganglion versorgt nun vornehmlich die auf der ganzen Oberfläche der Laminae verteilten Sinnesborsten und die Duftlöffel. An einer mehr dorsal gelegenen Stelle, wo die Cuticula der Laminae nicht so dick ist, ist es mir gelungen, einen stärkeren Nervenstamm bis zu einer seiner Endverzweigungen zu verfolgen. Schneidet man aus dieser Partie der Laminae ein kleines Stück heraus, färbt es mit Parakarmin oder Ehrlichschem Hämatoxylin und differenziert dann gut, so sieht man unter der Cuticula ein mächtiges Netzwerk von Muskeln, Tracheen- und Nervenästen. In der Textfig. 13 ist ein Nervenstamm mit einer Endverzweigung zur Darstellung gebracht worden, wobei der Übersichtlichkeit halber alles andre (Tracheen, Muskeln usw.) weggelassen ist. Der Nervenstamm (*N*) ist von ziemlicher Dicke und gibt in seinem Verlauf nach allen Richtungen mehr oder weniger starke Äste ab. An den Verzweigungsstellen ist meist ein ganzes Nest von annähernd dreieckig gestalteten Neurilemmkernen (*nk*) anzutreffen. Im weiteren Verlaufe der Nervenäste sind die Kerne dagegen mehr langgestreckt. Die abgehenden Endästchen (*nf*) sind kurz, aber immer noch von relativ ansehnlicher Dicke, weisen auf ihrem kurzen Verlauf ein bis zwei langgestreckte Neurilemmkerne (*nk*) auf und treten dann an die Hypodermis heran, wo sie in eine zwischen den Hypodermiszellen (*hyz*) gelegene typische spindelförmige Sinneszelle (*sz*) übergehen. Von den benachbarten Zellen unterscheiden sich diese Sinneszellen durch ihre geringere Empfänglichkeit für Farbstoffe. Bei stärker differenzierten Präparaten sind sie immer fast vollständig entfärbt und deshalb schwer aufzufinden. Jede Sinneszelle birgt in sich einen kleinen runden Kern, an dessen spärlichem Chromatingerüst man sie am besten erkennen kann. Neben dem eigentlichen Sinneszellkern liegen dann noch zwei kleinere, runde Kerne (*hzk*), die höchstwahrscheinlich zu Hüllzellen gehören. Der weitere Verlauf der Sinneszelle läßt sich nun am besten auf dem Längsschnitt verfolgen. In der Fig. 24, wo es sich um die Innervation eines Duftlöffels handelt, finden wir zwischen einer langgestreckten Hypodermiszelle und einer großen Drüsenzelle die spindelförmige Sinneszelle mit ihrem runden Kern und einem Hüllzellkern (*hzk*) wieder. Distal schickt die Sinneszelle einen langen, sehr oft vielfach geschlängelten Terminalschlauch (*tsch*) nach der Basis des Duftlöffelstieles hin. Dieser Endschlauch ist fast ebenso lang wie der proximale Ausläufer der Sinneszelle, also das Nervenendästchen (*nf*). Im Innern des glashellen Terminalschlauches, besonders deutlich aber im oberen Teile desselben, gewahrt man immer einen feinen, dunkelgefärbten Achsenfaden, den ich jedoch niemals bis in die Sinneszelle selbst verfolgen konnte. Einen eigentümlichen Bau verrät weiter der Endabschnitt des Terminalschlauches. Die Wandung verdickt sich plötzlich an einer Stelle ringförmig und geht dann scharf konturiert in ein pfeilspitzenartiges, intensiv gefärbtes Endstiftchen (*stf*) über, welches mit seiner feinen Spitze die Basis des Duftlöffelstieles an einer Stelle leicht berührt. Wahrscheinlich haben wir es hier mit Differenzierungen der Schlauchwandung in Gestalt äußerst zarter Rippen zu tun, wie sie auch SCHWABE



Textfig. 13.
Innervierung einer Sinnesborste von *Stilpnotia salicis* ♀. Vergr. 555 : 1.

(26) bei den relativ dicken Schläuchen der Geruchszellen von *Acridium aegypticum* mit aller Sicherheit auf Querschnitten nachgewiesen hat und wie wir sie in höchster Ausbildung bei den Hörstiftchen der Acridier, Locustiden und Grillen wiederfinden. SCHWABE kommt auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien zu dem Schluß, daß die Wandung des Terminalschlauches ebenso wie der Stift der Hörzellen ein chitiniges Produkt der Sinneszelle ist, und daß Schlauchwandung und Stift homologe Bildungen sind. Aus Mangel an Zeit und gut konserviertem Material war es mir leider nicht möglich, näher auf die feineren Strukturverhältnisse dieser Stiftchen einzugehen.

In genau derselben Weise erfolgt auch die Innervation der Sinnesborsten. Die außerordentlich große Zahl dieser auf der ganzen Oberfläche der Laminae befindlichen Chitinborsten läßt darauf schließen, daß den *Salicis*-Weibchen ein ungemein feines Tastvermögen eigen sein muß, das offenbar für die Eiablage von Bedeutung ist.

Endlich bleibt noch zu erwähnen, daß unter den Sinnesborsten gleichfalls Drüsenzellen gelegen sind, die zwar an Größe hinter den zu dem Duftlöffel gehörigen zurückstehen, aber den gleichen Bau zeigen. Das von diesen Drüsenzellen gelieferte Secret kann aber nur dann nach außen gelangen, wenn die hohle Borste an irgend einer Stelle abbricht, was die Weibchen durch Reiben des Afterfeldes an irgend einem harten Gegenstand leicht bewerkstelligen können. In Textfig. 13 gewahren wir eine solche Drüsenzelle inmitten der gewöhnlichen Hypodermiszellen. Der Übersichtlichkeit wegen ist sie etwas dunkler gehalten als die Hypodermiszellen.

Unter der Hypodermis (Fig. 24) scheint Blutflüssigkeit (*bl*) mit eingestreuten Blutzellen (*blz*) zu fluktuieren, wodurch den Drüsenzellen reichliche Nahrung zugeführt wird. Für die nötige Sauerstoffzufuhr sorgt ein feines Filzwerk von kleinen Tracheen (*tr*).

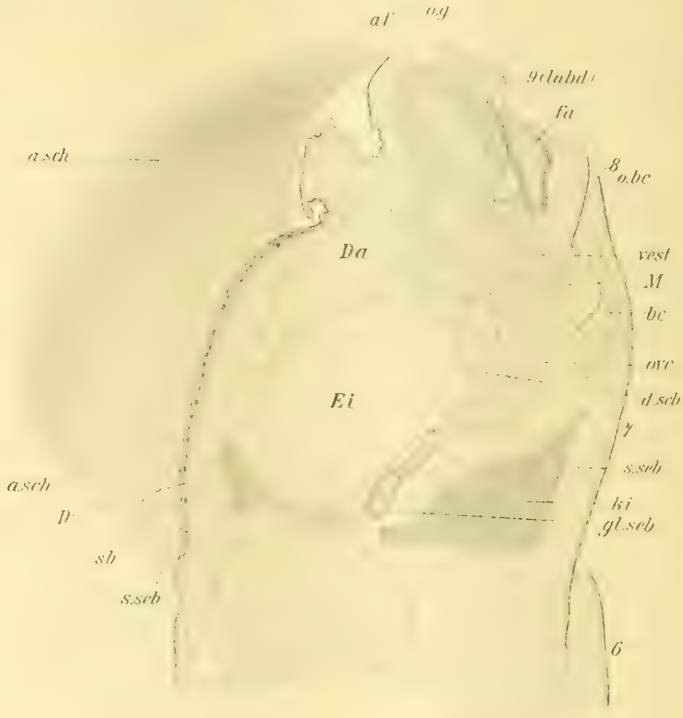
d. Der Afterschopf von *Taumatopoea pinivora* ♀.

(Fig. 25—27.)

Weniger bestimmt als das auf den Laminae abdominales gelegene Duftbüschel der Weibchen von *Stilpnotia salicis* läßt sich der Afterschopf der Kieferspinnerweibchen als eine Dufteinrichtung auffassen. Denn einmal dienen die den Afterbusch zusammensetzenden Schuppen zum Bedecken der Eier, sind also sogenannte Eierdeckschuppen, anderseits habe ich auch keinen von ihnen ausströmenden Duft wahrnehmen können. Trotzdem glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich diesem Afterschopf gleichzeitig die Funktion eines Duftorgans zuschreibe.

Hierzu berechtigt vor allem der feinere histologische Bau der unter dem Afterbusch gelegenen Hypodermis. Gerade das Studium dieser Hypodermis bot mir so viele interessante neue Einzelheiten, daß ich, auch wenn sie nicht mit meiner Arbeit in Beziehung ständen, auf eine Beschreibung derselben sehr ungern verzichtet hätte.

Es lohnt sich auch hier, des Überblickes wegen, vorerst auf die äußere Morphologie und die innere Anatomie der drei letzten Abdominalsegmente kurz einzugehen. Das Hinterleibsende der *Pinivora*-Weibchen (Fig. 25 und Textfig. 14) schließt nicht wie bei *Salicis* mit einem breiten Afterfeld ab, sondern ist, wenn von dem dicken Afterbusch abgesehen wird, nach hinten zu stark konisch verengt. Das siebente Segment zeigt wiederum nur wenig Veränderungen. Dorsal ist es zu einem breiten Felde abgeflacht, auf welchem der das Hinterleibsende abrundende Afterschopf (*asch*) sitzt, der seitlich von mehreren langen, gelb gefärbten Haarbüscheln umrahmt wird (*hb*). Zwischen siebentes und achtes



Textfig. 14.

Medianer Sagittalschnitt durch das Hinterleibsende von *Taumatopoea pinivora* ♀. Vergr. 18 : 1.

Segment kommt ventral, wie gewöhnlich, das Orificium der Bursa copulatrix zu liegen. Das folgende (achte) Segment ist nach hinten zu sehr stark verengt und tief in das vorhergehende zurückgezogen. Dorsal geht es mit einer flachen, ventral dagegen mit einer tiefer eingreifenden Falte (*fa*) in das Endsegment über. Die Laminae abdominales liegen bei *Pinivora* zum Teil versteckt unter dem etwas übergreifenden Afterbusch. In dem seitlich von der Sagittalebene durch das Abdomen gelegten Längsschnitt (Textfig. 14) können wir die Lagebeziehungen und gleichzeitig auch die innere Anatomie etwas besser übersehen. Das ganze Abdomen ist angefüllt von großen, ovalen Eiern, die erst gegen das Ende zu spärlicher werden, weil hier der Raum fast vollständig eingenommen wird von dem unpaaren Eileiter und dessen Anhangsdrüsen. Demgemäß begegnen wir hier einem mächtigen Vestibulum (*vest*), in das der Oviductus communis (*ov.c*), der Ausführungsgang der paarigen Kittdrüsen (*d.seb*) und der von der Bursa copulatrix ausgehende Ductus seminalis (*d.s*) münden. Im Längsschnitt sind die Einmündungsstellen der zuletzt genannten Gänge nicht getroffen. Das Vestibulum verengt sich nach hinten nur ganz wenig und öffnet sich, ebenfalls mit einer starken Ring- und Längsmuskulatur versehen (*M*), zwischen den Laminae in einer tiefen Furche. Dorsal ganz dicht über dem Orificium genitale mündet der Enddarm (*Da*), der nur mit einem dünnen Epithel ausgekleidet ist und einer Muscularis entbehrt. Ventral zwischen siebentem und achten Segment ist die lange Cervix der Bursa copulatrix angeschnitten und etwas darüber die zwischen achtem und neuntem Segment tiefer einschneidende Intersegmentalfalte (*fa*) mit einem hohen Epithel. Im Innern des siebenten Leibesringes treffen wir die Querschnitte durch den eigentlichen drüsigen Abschnitt des Kittapparates (*gl.seb*) und dessen mächtig erweiterten Kanal, den Saccus sebaceus (*s.seb*). Am meisten fällt der von der dorsalen Wand des siebenten Segments ausgehende Afterschopf im Längsschnitt auf. Er läßt deutlich eine äußere dunkle und eine innere helle Zone erkennen, die durch die Färbung der den Afterbusch zusammensetzenden Eierdeckschuppen bedingt sind. Zwischen den Schuppenlängsschnitten sehen wir noch vereinzelte, stärker lichtbrechende Linien, die Längsschnitte durch Sinnesborsten (*sb*) repräsentieren. Unter der Cuticula dieses Afterschopffeldes erscheint die Hypodermis schon bei schwacher Vergrößerung mächtig verdickt und nach innen zu mit einem dichten Netzwerk von Muskeln, Tracheen- und Nervensträngen umsponnen. Auch wird diese dorsale Fläche reichlich mit Blutflüssigkeit umspült, welche der Hypodermis die nötige Nahrung zuführt.

Nach dieser kurzen Schilderung der morphologischen Verhältnisse können wir nun zur Betrachtung der Struktur der Eierdeckschuppen übergehen. Der Afterschopf setzt sich zusammen aus dachziegelartig übereinander gelagerten Schuppen, die an Größe alle übrigen Schuppen um ein bedeutendes übertreffen. Da sie über 2 mm groß sein können, repräsentieren sie wahre Riesenschuppen. Am Afterschopf selbst fällt ihre Größe nicht so auf, da sie infolge ihrer Lagerungsweise nur mit ihrem ausgezackten Ende aus demselben herausragen. Zwischen diesen großen Eierdeckschuppen stehen, regelmäßig mit ihnen abwechselnd und ihnen an Zahl fast gleich kommend, lange Sinnesborsten, die in eine äußerst feine Spitze auslaufen. Von den Eierdeckschuppen gibt NITSCHE (19) eine so treffende Beschreibung, daß ich nichts Besseres tun kann, als sie der Vollständigkeit halber hier wiederzugeben:

»Die Eierdeckschuppen der *Pinivora*-Weibchen haben die Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks mit nach außen sanft geschwungenen Schenkeln. Sie sitzen mit einem kurzen, kaum abgesetzten Stielchen fest, von dem die Seitenränder in sanfter Biegung abgehen. Ihr querer Endrand geht in größere Zacken aus, deren Anzahl bei den breitesten Schuppen bedeutend größer ist, wie bei den kleinen und die selbst wieder häufig kleinere, feinere Zäckchen tragen. Bei einer großen Schuppe konnte man ungefähr 25 große Zacken zählen, während die kleinsten nur fünf oder gar nur drei hatten. Abgesehen von den Zacken ist der Endrand entweder ganz gerade oder sanft konvex. Ihre größte Breite erreichen die Schuppen entweder auf dem Endrande oder ganz dicht vor demselben. Die Grundhälfte ist bei allen Schuppen farblos. In der zweiten Hälfte erscheint eine bei durchfallendem Lichte hellbraun erscheinende Querbinde, die grundwärts ganz allmählich verläuft, während sie kurz vor dem Endrande scharf abgesetzt erscheint, so daß nun wieder eine farblose schmale Endbinde auftritt. Der gezackte Rand ist wieder mehr oder weniger tiefbraun. Schon bei schwacher Vergrößerung erscheinen auf den Schuppen feine, von dem Stielchen ausstrahlende und dann an den Seitenrändern parallel laufende Längsfältchen.

Ihre eigentliche Skulptur beginnt erst bei 200facher Vergrößerung sichtbar zu werden und kann nur mit Immersion klar erkannt werden. Sie besteht aus sehr feinen Längsrippen, die in der Mitte ungefähr 1,5 μ voneinander abstehen. Im allgemeinen sind sie durchaus parallel, doch spalten sich einzelne wurzelwärts in zwei neue, oder hören plötzlich auf oder legen sich seitlich an eine Nebenrippe an. Auch schieben sich mitunter neue Längsrippen mit freiem Anfange ein. An dem Grundende stehen sie etwas näher beieinander, als in ihrem weiteren Verlaufe. Vom Stiel bis zum Anfang der breiten braunen Binde finden sich spärlichst verteilt an den Längsrippen kleine, kurze, aber im Verhältnis hohe Knötchen, die mitunter zu kurzen, dem Endrande zu gerichteten Dörnchen werden. Da sie aber meist ganz hell sind, erkennt man sie nur bei genauester Aufmerksamkeit und seitlicher Beleuchtung. Betrachtet man nur den Teil der Schuppe, der bei starker Vergrößerung gerade im Gesichtsfelde liegt, so scheint es, als trage immer nur die dritte oder fünfte Längsrippe solche Knötchen. Verschiebt man aber das Präparat, so sieht man, daß in ihrem weiteren Verlaufe auch die anscheinend knotenfreien Rippen solche Anschwellungen tragen, die also nicht auf bestimmte Rippen, sondern im allgemeinen regellos und sparsam über alle Rippen verteilt sind. Auf dem braunen Teile der Schuppen fehlen sie völlig. Die braune Färbung beruht darauf, daß hier die Längsrippen dunkler werden und auch ihre Zwischenräume etwas gefärbt sind.«

Diesen Angaben habe ich nur noch wenig hinzuzufügen. Was zunächst die Größenverhältnisse anlangt, so schwankt nach meinen Messungen die Länge der meisten Schuppen zwischen 1,5 und 2,1 mm. Am Rande des Afterschopfes werden die Schuppen kleiner und sind dann nur noch 1,0—1,5 mm lang. Ferner war es NITSCHE, da er frisches Material auf Schnitten anscheinend nicht untersucht hat, nicht vergönnt, die zwischen den Eierdeckschuppen in ungefähr gleicher Anzahl vorhandenen Sinnesborsten nachzuweisen. Entschuppt man nämlich das Afterfeld, so bleibt immer noch ein relativ dichter Wald von Sinnesborsten stehen, die so fest eingefügt sind, daß man sie ohne gleichzeitiges Zerreißen der Cuticula nicht herausziehen kann. Ihre durchschnittliche Länge beträgt im Gegensatz zu den großen Eierdeckschuppen nur 0,53 mm.

Ferner habe ich auch auf dem braunen Teile der Schuppen das Vorhandensein der kleinen Knötchen oder Dörnchen konstatieren können, nur sind sie hier noch viel schwerer zu erkennen als im Basalteil. Es handelt sich um ganz ähnliche Gebilde, wie wir sie auf den Längsleisten der Duftschuppen von *Gonopteryx rhamni* bereits kennen gelernt haben. Bei *Pinivora* stehen sie aber lange nicht so dicht.

Von ganz besonderer Wichtigkeit für mich aber war es, daß ich zwischen den Längsrippen der Schuppen feine Poren entdecken konnte. Besonders deutlich habe ich diese in der dunklen Querbinde gesehen, wo sie sich besser abheben. Als Einbettungsflüssigkeit hat sich Glyzerin in diesem Falle besser bewährt als Kanadabalsam, den Nitsche ausschließlich verwendet.

Der innere Bau der Eierdeckschuppen weicht nicht von dem gewöhnlichen Typus ab, denn er zeigt, wie immer, ein aus unregelmäßig anastomosierenden Chitinbälkchen zusammengesetztes, lockeres Maschengewebe. Nach dem distalen Ende zu erweitert sich das Lumen zwischen der oberen und unteren Schuppenlamelle bis dahin, wo die braune Querbinde scharf abgesetzt ist, was schon äußerlich daran zu erkennen ist, daß die Oberfläche bis zu dieser Linie fein gefältelt ist (Textfig. 15 *fa*). Nach dem ausgezackten Endrand zu verengt es sich wieder allmählich. Die Schuppe erscheint daher in dem braun gefärbten Teil leicht aufgebläht.

Textfig. 15.

Eierdeckschuppe aus dem Afterschopf von *Taumatopoea pinivora* ♀. Vergr. 30 : 1.

Weit interessanter und wichtiger als die Skulptur der Eierdeckschuppen war für mich der histologische Bau der unter dem Afterschopf gelegenen Hypodermis und ihrer Cuticula. Nitsche hat sich merkwürdigerweise hiermit überhaupt nicht befaßt. Als besonders instruktiv erwiesen sich Totopräparate aus diesem Afterschopffelde. Die Eierdeckschuppen wurden zu diesem Zwecke zunächst entfernt, was äußerst leicht zu bewerkstelligen ist, da sie manchmal schon bei der leisesten Berührung ausfallen. Es bleiben dann noch die ebenfalls in großer Zahl vorhandenen Sinnesborsten stehen, die sehr schwer zu entfernen sind. Sie stören aber die Untersuchung weiter nicht. Teile des so entschuppten Afterfeldes wurden dann mit Parakarmin, Hämatoxylin nach Ehrlich oder Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Nach gutem Differenzieren fällt es nicht schwer, trotz der relativ dicken Cuticula die Hypodermiszellen zu erkennen. Zunächst fallen die in der Cuticula gelegenen, braungelb gefärbten, mächtigen Alveolen auf (Fig. 26 *al*), in denen die Eierdeckschuppen mit ihren Stielchen ganz locker befestigt sind. Es sind dies die größten Alveolen, die mir während meiner Untersuchungen zu Gesicht gekommen sind. Die größte Breite dieser glockenförmigen Alveolen oder ihr größter Durchmesser mißt 0,075 mm, die Durchschnittslänge beträgt 0,06 mm. Im Längsschnitt

(Fig. 27) erscheinen sie als etwas nach innen verengte Kanäle, die unter einem Winkel von 45° die Cuticula durchbrechen. Die Wandung des Kanals zeigt ein äußerst hartes und sprödes, braungelb gefärbtes Chitin, ebenso wie der Mantel des Schuppenstieles, der in seinem Innern mit einzelnen Querbalken (*chb*) ausgestattet ist. Ungefähr zu $^2/_3$ ihrer Länge ist die Wand der Alveole deutlich in zwei Lamellen zerschlissen, von denen die äußere Lamelle die innere um das Doppelte an Dicke übertrifft. Letztere setzt sich, in derselben Stärke nach oben umbiegend, in den viermal so starken Mantel des Schuppenstieles fort. Gerade an dieser Umbiegungsstelle, wo das Verbindungsband zwischen Alveole und Stielbasis recht dünn ist, pflegt die Schuppe bei dem leisesten Zug oder Druck abzubrechen.

Unter all diesen glockenförmigen Alveolen sind nun wahre Riesen von einzelligen Drüsen gelegen (Fig. 26 und 27 *D*), deren größter Durchmesser bis zu 0.1 mm messen kann. Die Drüsenzellen sind höchst unregelmäßig gestaltet, ebenso wie der Kern (*dk*), der, von der Oberfläche gesehen, den größten Teil der Zelle ausmacht. Infolge ihres außerordentlichen Chromatinreichtums und demgemäß auch ihrer großen Empfänglichkeit für Farbstoffe sind die Drüsenkerne viel deutlicher markiert als die Zellgrenzen, deren Konturen sich nur ganz schwer verfolgen lassen. Wenn man von den unregelmäßigen lappenförmigen Auswüchsen der Kerne absieht, so erweisen sie sich im allgemeinen stark in die Länge gezogen und etwas halbmondförmig gekrümmt. Die Hauptmasse des nur schwach färbbaren Plasmas liegt unter der Alveolarmündung, während der übrige Teil der Drüsenzelle von dem merkwürdig gelappten Kern eingenommen wird. An letzterem gewahrt man nach dem plasmareichen Teil der Zelle zu eine eigentümliche Oberflächenvergrößerung, die dadurch zustande kommt, daß sich der Kern an dieser Seite überaus reichlich fältelt. Am besten sieht man die kleinen Fältchen im Längsschnitt (Fig. 27). Diese reichliche Oberflächenvergrößerung des Kernes nach der Seite zu, auf welcher auch der noch zu beschreibende Drüsenkanal gelegen ist, gibt uns wiederum den besten Beweis dafür ab, daß der Kern bei der Secretion eine ungewöhnlich große Rolle spielt.

In dem plasmareichen Teil treffen wir weiter einen hoch differenzierten Drüsenkanal (*dc*). Auf den Totopräparaten war er nur sehr schwer zu finden. Er läuft, in jeder Zelle eine halbmondförmig gekrümmte Tasche bildend, der inneren gefalteten Wandung des Drüsenkernes parallel, verengt sich nach der Alveole zu und mündet dann in den hohlen Schuppenstiel. Umgeben wird das Lumen des Kanals wiederum von einer wohl ausgebildeten Zone wenig gefärbter Protoplasmalamellen, die senkrecht zum Kanal angeordnet sind. Vielfach gabelt sich auch der Kanal oder ist seitlich leicht ausgebuchtet, wie es Fig. 27 (*dc*) zeigt.

Das Protoplasma der Drüsenzellen, welches durchweg eine äußerst feinkörnige Struktur aufweist, ist in dem die helle Zone umgebenden Saume besonders dicht und dementsprechend auch dunkler gefärbt.

Zwischen den Eierdeckschuppen sitzen ebenso zahlreich und ebenso verteilt die von NITSCHE übersehenen, starren Sinnesborsten (*sb*). Sie sind am Afterschopf ihrer geringen Größe wegen — ihre Länge beträgt nur 0,25—0,5 mm — nicht sichtbar. Man bekommt sie erst zu Gesicht wenn die Eierdeckschuppen entfernt worden sind. In ihrem Bau und ihrer Eingelenkung stimmen sie vollkommen mit den Sinnesborsten auf den Laminae abdominales der *Salicis*-Weibchen überein, so daß ich einfach auf deren Beschreibung zu verweisen brauche. Die Innervierung vollzieht sich gleichfalls in ganz ähnlicher Weise. Ein Nervenendästchen zwängt sich schräg zwischen den Hypodermiszellen hindurch und geht in eine rundlich gestaltete, wenig gefärbte Sinneszelle über, die einen chromatinarmen ovalen Kern in sich birgt und schalenförmig von einer Hüllzelle mit stärker gefärbtem Kern umgeben wird. Distal entsendet die Sinneszelle einen verhältnismäßig kurzen Terminalschlauch, der nach einer basalen Knickung wiederum mit einem kleinen Stiftchen an der Borstenbasis endigt. Auch an der Wandung dieser Stiftchen habe ich undeutliche Differenzierungen in Gestalt kleiner, feiner Rippen nachweisen können. In diesem Teil des Terminalschlauches war auch der Achsenfaden deutlich sichtbar. Neben jeder Sinneszelle ist außerdem noch eine etwas größer gestaltete Hypodermiszelle gelegen, der man aber wohl kaum eine secretorische Funktion zuschreiben darf. Vielleicht handelt es sich um die Borstenbildungszelle.

Außer den großen Drüsenzellen unter den Eierdeckschuppen enthält die unter dem Afterschopf gelegene Hypodermis noch weitere merkwürdige Drüsenzellen, die bis jetzt noch nicht bekannt geworden sind (*drk*). Ihre Kerne zeichnen sich vor den übrigen Zellkernen durch ihr grobkörniges Chromatin und demgemäß auch durch ihre größere Färbbarkeit aus. Auffällig ist es, daß jeder Kern in einer großen Vacuole liegt, von der ein feiner Gang aufwärts führt, die Cuticula durchsetzt und auf der fein gefältelten Oberfläche mit kleiner Öffnung (*oe*) mündet. Da, wo der Gang in die eigentliche Cuticula eindringt, ist er umgeben von einem kleinen glockenartigen Chitingebilde (*gldk*) von derselben Farbe und Härte wie die Alveolarwand der Schuppen und Sinnesborsten.

In diesem Falle zeigen die Kerne ein besonders merkwürdiges Verhalten. Es scheint nämlich, daß die Kerne — wie dies von andern Drüsenzellen bereits bekannt ist — bei der Secretion ihre Form ändern. Drei verschiedene Formstadien finden wir in Fig. 26 und 27 (v_1, v_2 und v_3) zur Darstellung gebracht.

Höchst eigentümlich ist endlich das Vorhandensein kleiner stigmenartiger Öffnungen (*stg*) auf der Oberfläche des Afterschopffeldes. Erst nach längerem Suchen glückte es mir, diese kleinen Stigmen auch auf den Schnitten wiederzufinden. Es handelt sich hier um kleine Tracheenstigmen, mit denen sehr feine Tracheenästchen endigen. Unter der Hypodermis befindet sich, wie schon oben erwähnt, ein dichtes Netzwerk von Tracheenästen, deren feinste Endästchen sich zwischen den Hypodermiszellen hindurchschlängeln und die Cuticula meist als ein sanft **S**-förmig gebogenes Röhrchen durchbrechen. Selbst wenn man den Zusammenhang dieser Tracheenästchen mit den unter der Hypodermis verlaufenden Tracheenstämmen nicht nachweisen könnte, so schließt doch die Tatsache, daß sie selbst in der Cuticula noch ihre Spiralfäden deutlich erkennen lassen, jeden weiteren Zweifel aus. Ein derartiges Verhalten, daß Tracheen mit ihren feinsten Endverzweigungen mittels eines kleinen Stigmas wieder nach außen münden, ist ebenfalls bis jetzt noch nicht bekannt geworden.

Es bleibt mir nun noch übrig, an der Hand der histologischen Befunde einige Vermutungen über die Funktion der beiden beschriebenen Drüsenzellen aufzustellen. Im Vordergrund stehen natürlich die großen Eierdeckschuppen mit ihren mächtigen Drüsenzellen. Die Weibchen der Kiefer-Prozessionsspinner kleben ihre befruchteten Eier, wie verschiedene Beobachtungen ergeben haben, an die Kiefernadeln und decken sie dann ganz regelmäßig mit den Eierdeckschuppen zu. Da die Ablage und Eindeckung der Eier an der Nadelbasis beginnt, so muß das freie Ende jeder folgenden Schuppe unter die Spitze der vorhergehenden untergeschoben werden. Leider war es mir nicht möglich, irgendein solches Eiergelege aufzutreiben, an dem ich mich über die Lagerungsweise der Schuppen hätte orientieren können. Auch von meinen gezüchteten Exemplaren habe ich kein Gelege bekommen. Die Weibchen scheinen in der Gefangenschaft die Eier nicht abzulegen. Jedenfalls erfordert die regelmäßige Anordnung der Schuppen von dem Schmetterling eine gewisse, nicht zu unterschätzende Geschicklichkeit. Diese verdanken die *Pinivora*-Weibchen ihrem in den vielen Sinnesborsten auf dem Afterschopffeld entwickelten, außerordentlich feinen Tastgefühl, mit dessen Hilfe sie imstande sind, die richtige Lage für die abzulegenden Eier und Schuppen ausfindig zu machen.

Was die Bedeutung des von den großen Drüsenzellen gelieferten Secretes anlangt, so ist es schwer, hier einen endgültigen Entscheid zu treffen. Zum Festkleben der Schuppen dient es jedenfalls nicht, denn hierzu genügt vollkommen die von den Kittdrüsen in überaus reichlichem Maße ausgeschiedene Kittsubstanz. Der mächtig erweiterte Kanal der Kittdrüsen, der Saccus sebaceus (Textfig. 14 *s.seb*), ist prall angefüllt mit diesem Secret. Nach meiner Ansicht bleiben nur noch zwei Möglichkeiten übrig. Entweder werden die Eierdeckschuppen zum Schutze der Eier gegen Feinde mit einem übelschmeckenden oder giftigen Secret imprägniert oder es handelt sich um die Abscheidung eines duftenden Secretes, das die Männchen dieses Nachtfalters zur Begattung herbeilockt.

Noch weniger läßt sich über die Bestimmung des von den merkwürdigen Drüsenkernen (*drk*) gelieferten Secretes aussagen. Dies kann sich zunächst nur in der fein gewellten Oberfläche der Cuticula verbreiten. An seine Weiterbeförderung durch die dicht stehenden Eierdeckschuppen ist vorerst nicht zu denken. Jetzt wird auch das Vorhandensein der auf der ganzen Oberfläche des Afterbuschfeldes unregelmäßig verteilten Tracheenstigmen verständlich erscheinen. Denn würde es sich um ein leicht verdunstendes Secret handeln, so können wir uns keinen besseren Zerstäuber denken, als diese vielen kleinen Stigmen. Durch energische Atembewegungen wird es dem Schmetterlingsweibchen leicht fallen, Luft durch die kleinen Tracheenstigmen zu pumpen und damit die stagnierte und mit Duft geschwängerte Luftschicht zwischen den Eierdeckschuppen nach außen zu blasen. Wir hätten es hier alsdann mit einem Duftgebläse zu tun. Ob nun der Lockduft von den kleinen Drüsenzellen oder den großen, unter den Eierdeckschuppen gelegenen Drüsen herstammt, muß unentschieden bleiben. Ich bin geneigt, den kleineren Drüsenzellen, bzw. den Drüsenkernen (*drk*), diese Funktion zuzuschreiben.

II. Zu Dufteinrichtungen umgewandelte Hautduplikaturen zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment.

Im ersten Abschnitt des zweiten Teiles (C. I.) hatten wir es mit Duftorganen zu tun, die uns meist als Duftbüschel und ähnliche Gebilde entgegentraten. Die zwei zum Schlusse noch folgenden Dufteinrichtungen weiblicher Spinner unterscheiden sich von den vorhergehenden vor allem dadurch, daß der Duft nicht von einem Schuppen-

oder Borstenbüschel, sondern von einer mehr oder weniger ausstülpbaren Falte ausströmt, die weder mit Schuppen und Haaren noch mit Borsten besetzt ist. Phylogenetisch haben sich diese Duftorgane durch Oberflächenvergrößerung und drüsige Differenzierung der Intersegmentalfalte zwischen dem achten und neunten Segment herausgebildet. Als hierher gehörig sollen die Dufteinrichtungen der Borstenspinnerweibchen (*Orgyia antiqua*) und der Seidenspinnerweibchen (*Bombyx mori*) etwas eingehender besprochen werden.

a. Die dorsal gelegene Duftfalte von *Orgyia antiqua* ♀.

(Fig. 28—31.)

Die Weibchen der Gattung *Orgyia* sind bekanntlich durch sekundäre Rückbildung der Flügel vollständig flugunfähig geworden. Die Flügelrudimente hängen ähnlich wie im Puppenstadium dem Körper seitlich an (Fig. 28 *fl*). Doch zeigen sie in ihrem Flügellumen noch reichlich lebende Substanz und sind auch mit all den bekannten Sinnesorganen ausgerüstet. Der gesamte äußere Habitus der Weibchen erinnert nur noch wenig an eine Schmetterlingsimago, sondern eher an eine Larve oder ein junges Termitenweibchen. Ihr Abdomen ist so sehr mit Eiern vollgepfropft, daß sämtliche Intersegmentalfalten lateral weit auseinander getrieben erscheinen und das ganze Tier eigentlich nur noch einen großen Eiersack repräsentiert. Infolge dieser ungewöhnlichen Entwicklung der Ovarien sind sie auch nicht imstande sich weit von ihrem Platze zu bewegen. Nach dem Ausschlüpfen bleiben sie träge an der Baumrinde sitzen und erwarten ruhig die äußerst flugtüchtigen und lebhaften Männchen. Ist die Begattung vollzogen, so legen sie sofort die befruchteten Eier ab und sterben dann bald darauf, ohne irgendwelche Nahrung zu sich genommen zu haben. Gerade von den Weibchen dieser Art ist nun den meisten Schmetterlingssammlern die staunenerregende Fähigkeit, die Männchen anzulocken, wohl bekannt. Denn setzt man ein frisch geschlüpftes, unbefruchtetes Weibchen irgendwo im Freien in einem Gazekasten aus, so kann man sicher sein, daß innerhalb 2—3 Stunden sich mehrere Männchen der zugehörigen Art eingefunden haben, angezogen durch den Lockduft des brünstigen Weibchens. Die Männchen sind im Gegensatz zu den Weibchen mit langen, tiefgekämmten Fühlern ausgestattet, in welchen ein äußerst feiner Geruchssinn seinen Sitz haben muß. Man wird fast zu der Annahme gedrängt, daß die männlichen Riechzellen nur auf einen ganz bestimmten Riechstoff geeicht sind, und daß vielleicht schon einige wenige Moleküle desselben genügen, um den Männchen die Richtung nach einem irgendwo befindlichen, unbefruchteten Weibchen zu verraten. Der Lockduft der *Antiqua*-Weibchen ist aber immer noch nicht so intensiv, daß er für die menschlichen Riechzellen wahrnehmbar wäre, denn ich habe zeitweise mehr als ein Dutzend unbefruchteter Weibchen in meinem Kasten gefangen gehalten, ohne auch nur eine Andeutung von Duft wahrzunehmen. Auch Freunde, die ich darauf aufmerksam machte, konnten nichts riechen. Außer durch die große Anziehungsfähigkeit wurde ich noch durch eine merkwürdige Beobachtung auf das Vorhandensein eines Duftorgans hingewiesen. Bei allen frisch geschlüpften *Antiqua*-Weibchen fiel mir auf, daß sie, sobald sie den Kokon verlassen und irgendwo festen Fuß gefaßt haben, sofort anfangen, mit ihrem letzten Abdominalsegment Pumpbewegungen auszuführen. Das fortwährende Hervorstrecken und Wiederzurückziehen des Endsegments kann man noch viel besser unter der binoculären Lupe beobachten. Es ist dies ganz leicht auszuführen, da die Tiere sehr träge sind und sich in ihren Pumpbewegungen auch durch Reizen wenig stören lassen. Auf diese Weise läßt sich unschwer erkennen, daß das Ein- und Ausziehen des Endsegments mit Hilfe einer elastischen, farblosen Dorsalfalte zwischen achtem und neunten Segment bewerkstelligt wird. Durch das Hervorstrecken dieses Endsegments wird die Falte bis auf kleine Unebenheiten fast vollständig geglättet und ausgespannt. Ihre Oberfläche erscheint dann feucht, und bei ganz starker Lupenvergrößerung kann man sogar ganz kleine Lachen einer verdunstenden Flüssigkeit sehen, ähnlich wie sich auch das Verdunsten unsrer Schweißdrüsenflüssigkeit auf der Handfläche mit einem stärkeren Stereoskop leicht beobachten läßt.

Bevor wir uns Aufschluß geben über die Herkunft dieser verdunstenden Flüssigkeit, wird es angebracht sein, erst kurz die morphologischen Verhältnisse im Umkreis dieser Falte zu charakterisieren (Fig. 29). Der siebente Abdominalring bewahrt im großen und ganzen noch den Habitus der vorhergehenden Segmente. Nach hinten zu verengt er sich ganz allmählich und umfaßt die mehr nach der ventralen Seite zu gelegenen, weiter differenzierten Endsegmente. Durch seine Cuticula sieht man die großen, runden Eier hindurchschimmern, welche die Oberfläche vielfach buckelig auftreiben. Die beiden letzten Segmente sind stark verkürzt; vor allem ragt das achte nur wenig aus dem vorhergehenden heraus. Ventral bemerkt man nur eine flache, dunkel gefärbte Chitinplatte, die in ihrer Mitte eine etwas hellere Stelle aufweist. Am dorsalen Rand, der nach außen mit einer starken, schwarzbraun gefärbten Chitinspange belegt ist, trägt das achte Segment längere Sinnesborsten, mit denen das Weibchen sich wahrscheinlich tastend eine günstige Stelle zur Eiablage aussucht. Das Endsegment ragt mit seinen schwarzen Laminae abdominales, die nach oben fest miteinander verwachsen sind, ventral aber eine weite, glockenförmige Öffnung freilassen, schon etwas weiter heraus. Zwischen den Laminae münden streng getrennt der Enddarm (*af*) und der Oviduct (*og*). Dorsal von beiden treffen wir endlich die zu einem Duftorgan umgewandelte und tief eingreifende Intersegmentalfalte zwischen siebentem und achtem Leibesring (*df*).

Auf dem schematisierten Längsschnitt (Fig. 30) finden wir die Verhältnisse in etwas übersichtlicherer Form wieder. Was zunächst die innere Anatomie betrifft, so begegnen wir hier, von der dorsalen Seite angefangen, den Organen in folgender Reihenfolge: Dem Herz (*H*), dem Enddarm (*Da*) und dem Oviductus communis (*ov.c*), in den der Ductus sebaceus (*d.seb*) und der Ductus seminalis (*d.s*) einmünden. After (*af*) und Genitalöffnung (*o.g*) liegen dicht nebeneinander, aber streng getrennt. Kurz über der Segmentalfalte zwischen siebentem und achtem Segment befindet sich ventral der Eingang zur Bursa copulatrix (*o.bc*). Endlich bleibt uns noch die dorsal zwischen achtem und neuntem Segment gelegene, im Längsschnitt quergeschnittene Duftfalte übrig. Daß es sich hierbei lediglich um eine Oberflächenvergrößerung der Intersegmentalfalte handelt, beweist schon allein die Tatsache, daß sich die Hypodermis von beiden Segmenten aus in diese zu einem drüsigen Organ umgewandelte Falte kontinuierlich fortsetzt. Die Umwandlung der Hypodermiszellen in große Drüsenzellen hat zur Folge, daß sich die Intersegmentalfalte nach innen in viele mehr oder weniger tiefe einschneidende Drüsenfältchen legt. Die Außenfläche der Duftfalte macht aber die Fältelung nicht mit, und ebenso ist es auch nicht zur Ausbildung einer dicken Cuticula wie bei den übrigen Intersegmentalfalten gekommen. Denn während wir an den Übergangsstellen in die äußere Chitinhaut immer eine aus zwei Schichten bestehende Cuticula vorfinden, nämlich eine äußere harte, braungelb gefärbte und eine innere farblose, aber dickere Chitinschicht, fallen diese über der Duftfalte vollkommen fort. Bei Immersion sieht man höchstens ein dünnes, wahrscheinlich aber äußerst elastisches Häutchen über der Falte ausgespannt.

Die zu einem Duftorgan umgewandelte dorsale Intersegmentalfalte zwischen achtem und neuntem Leibesring setzt sich also zusammen aus einer großen Zahl verschieden großer Drüsenfalten. Zwei solcher

Drüsenfalten (*drf*) stellt die Fig. 31 im Querschnitt dar. Jede einzelne besteht wieder aus einer größeren Zahl von Drüsenzellen (*D*), die sich nach innen zu als kuppelartige Erhebungen deutlich voneinander abheben. In ihrem mit dichtem Plasma versehenen Basalteil bergen sie einen ovalen Kern (*dk*) mit reichlichem Chromatin und einem deutlichen Nucleolus (*n*).

Eigentümlich ist hier wiederum die Art und Weise der Secretion. Sämtliche Drüsenfalten finden wir in ihrem mit etwas weitmaschigerem Protoplasma ausgestatteten Innern dicht angefüllt von mehr oder weniger großen Vacuolen (*v*). Bei näherem Zusehen und Anwendung von Immersion gewahrt man auch, daß von der Mitte der Drüsenfalte aus in jede Drüsenzelle ein feiner Gang führt, der aus lauter kleinen perlschnurartig hintereinander gereihten Vacuolen besteht und blind in der Zelle endet. Im Falteninnern pflegen dann die kleinen Vacuolen, deren leicht verdunstendes Secret durch die angewandten Konservierungsflüssigkeiten meist ausgelaugt wird, zu größeren zu verschmelzen. Wird nun die ganze Duftfalte durch Herauspressen des Endsegments gestreckt, so glätten sich auch sicherlich die einzelnen Drüsenfalten, und die die Verdunstung vermittelnde Oberfläche wird dadurch um ein Bedeutendes vergrößert. Das angesammelte Secret in Gestalt einer leicht verdunstenden Flüssigkeit kann nunmehr durch die ganz dünn gewordene obere Protoplasmaschicht und das feine Cuticularhäutchen diffundieren. Auf der Oberfläche wird es dann leicht und schnell verdunsten, wie ich es auch tatsächlich beobachtet habe.

Ganz dieselbe Duftvorrichtung habe ich auch auf Schnitten von *Dasychira pudibunda* wiedergefunden. Vielleicht ist sie noch vielen andern Spinnerweibchen eigen. Da sich derartige Duftapparate vielfach der direkten Beobachtung entziehen und ihr Vorhandensein nur auf Schnitten nachzuweisen ist, war es mir nicht möglich, festzustellen, wie weit sie bei den Bombyciden verbreitet sind. Ich begnüge mich daher damit, dieses Duftorgan bei zwei Arten nachgewiesen zu haben.

b. Die Sacculi laterales von *Bombyx mori* ♀.

(Fig. 32—35.)

Das vollendetste und am höchsten entwickelte Duftorgan der weiblichen Schmetterlinge repräsentieren die Sacculi laterales der Weibchen von *Bombyx mori*. Es besteht aus zwei seitlich von den Laminae abdominales ausstülpbaren, großen Säcken, denen Tichomirow den Namen »Sacculi laterales« beigelegt hat. Genannter Autor ist der einzige, dem dieses Organ bis jetzt aufgefallen ist. Über dessen eigentliche Funktion vermag er uns jedoch keinen Aufschluß zu geben. In seiner Arbeit (33), betitelt »Atlas zur Seidenspinnerzucht«, stellt er auf Taf. XXVIII, Fig. 6 das Hinterleibsende eines *Mori*-Weibchens mit ausgestülpten Duftsäcken dar und gibt dazu folgende Beschreibung: »Fig. 6 stellt das letzte Abdominalsegment mit aufgeblasenen äußeren Anhängen der Geschlechtsorgane dar. Zu beiden Seiten des Geschlechtshügels werden die seitlichen Säckchen sichtbar, welche infiltriert sind durch hierher zuströmendes Blut. Die Säckchen werden in genannter Weise vom Weibchen aufgetrieben, sobald es das Männchen erwartet.«

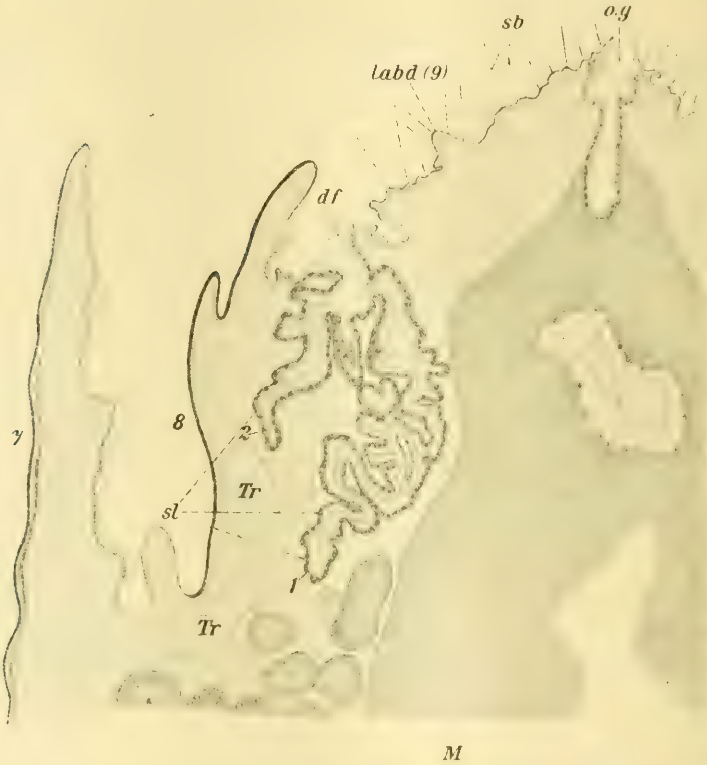
Zunächst mögen kurz meine biologischen Beobachtungen mitgeteilt werden. Von einem Züchter hatte ich mir etwa zwei Dutzend Puppen von *Bombyx mori* käuflich erstanden. Größtenteils waren es weibliche Individuen, welche man schon äußerlich an ihrer Größe und an dem im Gegensatz zu den Männchen nicht biskuitförmig eingeschnürten Kokon erkennen kann. Ende August schlüpften die Schmetterlinge, und zwar erschienen zuerst die Männchen, kurz darauf die Weibchen. Die männlichen Imagines zeichnen sich bekanntlich vor den weiblichen nicht nur durch ihre dunkler gehaltene Zeichnung, sondern auch durch ihren grazileren Bau und ihre Lebhaftigkeit aus. Die schwerfälligen Bewegungen der Weibchen sind lediglich bedingt durch die ungeheure Last an Eiern. Hat das Weibchen nach dem Ausschlüpfen seine Flügel leidlich gestreckt und sich von dieser Anstrengung einigermaßen erholt, so kontrahiert es den Thorax und die vorderen Abdominalsegmente, wodurch der größte Teil des Blutes nach den Geschlechtsorganen hin gedrückt wird und die beiden letzten Abdominalsegmente weit nach außen gepreßt werden. Gleichzeitig werden durch den mächtigen Blutdruck die neben den Laminis abdominalibus gelegenen Sacculi laterales in Gestalt zweier gelblicher Kugeln aufgetrieben. Berührt man diese ausgestülpten Sacculi, so werden sie in der ersten Zeit gleich wieder zurückgezogen, später jedoch reagieren die Weibchen nicht mehr auf derartige Reize. Setzt man nun ein frisch geschlüpftes Weibchen mit ausgestülpten Duftsäcken in einen Kasten, in welchem sich Männchen befinden, so verraten letztere sofort eine große Unruhe. Sie begeben sich mit einem äußerst schnellen und surrenden Flügelschlag und unter lebhaftem Bewegen ihrer Fühler halb gehend, halb schwebend nach der Richtung hin, woher der Lockduft des brünstigen Weibchens kommt. Sobald ein Männchen in die unmittelbare Nähe des Weibchens gekommen ist, umtanzt es ein bis zweimal das letztere unter surrendem Flügelschlag und faßt dann mit seinen kräftigen Afterzangen das weibliche Hinterleibsende. Die eigentliche Begattung kann viele Stunden dauern. Während derselben verhalten sich beide Teile vollständig apathisch. Sehr oft habe ich auch beobachten können, daß ein und dasselbe Weibchen mehrmals begattet wurde, entweder von demselben oder von verschiedenen Männchen.

Für die Tatsache, daß fast ausschließlich der Geruch bei *Bombyx mori* die Geschlechter zusammenführt, spricht der Umstand, daß selbst ein Kokon mit einem kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Weibchen von den Männchen schon energisch attackiert wird. Der Duft scheint also auch durch den Kokon hindurch auf die wartenden Männchen zu wirken. Interessant sind auch die weiteren Beobachtungen. Mit einem Stückchen Filtrierpapier sog ich etwas von dem auf der Oberfläche der Sacculi, verdunstenden Flüssigkeit auf und hielt es einem frisch geschlüpften Männchen vor die Fühler. Zu meinem größten Erstaunen erzielte ich hiermit dieselbe Reaktion, als wenn ich ein Weibchen in den Kasten gesetzt hätte. Es witterte sofort den Geruch und stürzte sich blindlings auf den Streifen Filtrierpapier. Noch größer wurde der Ansturm, als ich ein weibliches Hinterleibsende mit vollständig ausgestülpten Duftsäcken einer Anzahl von Männchen vorwarf. Sie waren bald alle um den Köder versammelt und attackierten sich dann gegenseitig, in der Meinung ein brünstiges Weibchen vor sich zu haben. Diese Beobachtungen beweisen wohl zur Genüge, daß der Gesichtssinn erst in zweiter Linie bei dem Aufsuchen des andern Geschlechtes in Betracht kommt, und daß nur der von den Sacculi laterales ausströmende Duft die Männchen zur Begattung herbeilockt.

Nach diesen biologischen Mitteilungen wollen wir uns zunächst wiederum den äußeren morphologischen Verhältnissen im Umkreis der Sacculi laterales zuwenden. Fig. 32 stellt in natürlicher Größe ein Weibchen mit weit hervorgestreckten äußeren Geschlechtsorganen und den vollständig ausgestülpten Duftsäcken dar. Die Flügel sind in diesem Stadium flach zur Seite ausgebreitet. Das ganze Abdomen ist so sehr mit Eiern angefüllt, daß selbst die Intersegmentalfalten weit auseinander getrieben sind und die linsenförmig gestalteten, gelben Eier hindurchleuchten lassen. Es ist mir auch geglückt, mehrere Exemplare mit ausgestülpten Sacculis zu fixieren. Zuerst geschah dies in der Weise, daß ich ein im Stadium der Ausstülpung befindliches

Weibchen mit einer Pinzette plötzlich ungefähr am siebenten Leibesring faßte, oberhalb der Pinzette das Abdomen schnell durchschnitt und dann das Hinterleibsende sofort in die bereitstehende Konservierungsflüssigkeit brachte. Diese Methode hatte aber den Nachteil, daß das Blut aus den Duftsäcken wieder zurückfloß, wodurch sie schnell kollabierten. Besser gelangt man zum Ziele, wenn man die letzten Segmente mit Hilfe einer feinen Seidenfadenschlinge schnell unterbindet. Das Blut kann dann nicht wieder zurücktreten, und die Säcke bleiben prall gefüllt. Fig. 33 stellt die beiden letzten Abdominalsegmente mit ausgestülpten, aber kollabierten Sacculis dar. Achtes und neuntes Segment sind wieder in ganz specifischer Weise umgemodelt worden, während das vorhergehende vollständig unverändert geblieben ist, weshalb ich es in der Fig. 33 auch nicht mit eingezeichnet habe. Das achte Segment hat die weitgehendsten Ummodelungen erfahren. Dorsal trägt es zwei kräftige, braun gefärbte Chitinspangen (*chs*), ventral schließt es mit einem starken, schwarzbraun gefärbten Chitinkamm ab, der bei der Begattung von den mächtigen Chitinzangen der Männchen gefaßt und fest umklammert wird. Im Endsegment (9) sind die Laminae abdominales wohl entwickelt. Sie bilden als kuppelförmige Erhebung, die mit langen, starren Sinnesborsten dicht besetzt ist, den Abschluß des Abdomens. Zwischen ihnen klafft eine schmale Furche, in deren Tiefe die Anal- und Geschlechtsöffnung gelegen ist. Seitlich von den Laminis (*labd*) treffen wir endlich im ausgestülpten Zustande die beiden stark kollabierten Sacculi laterales (*sl*). Ein Bild vom Situs der zurückgezogenen Sacculi gibt uns am besten ein Horizontalschnitt durch diese Region, wie wir ihn in Textfig. 16, etwas schematisiert, vor uns haben. Die beiden letzten Abdominalsegmente sind normal tief teleskopartig in das siebente zurückgezogen, und die Laminae ragen nur wenig aus diesem heraus. In der Mitte der Laminae erkennen wir die tief eingreifende Furche wieder, an die sich die überaus mächtige Muscularis (*M*) des Oviductus communis ansetzt. Von dem mehr ventral gelegenen Lumen des Oviductes ist hier nur ein kleiner Teil zu sehen. Rechts und links von dieser Muscularis erstrecken sich die Sacculi laterales bis tief in das Innere des achten, ja teilweise sogar bis in das siebente Segment hinein. Wie man auf den ersten Blick sieht, haben wir sie als weitgehende Differenzierung der lateralen Intersegmentalfalte zwischen achtem und neuntem Segment aufzufassen, denn die Hypodermis dieser beiden Segmente setzt sich kontinuierlich in diese Falte fort. Obwohl die Duftsäcke an und für sich schon tief in das Innere hineinreichen, ist die Oberfläche durch zahlreiche Faltungen doch noch bedeutend vergrößert. In dem mehr ventral gelegenen Teil ist jeder Sacculus deutlich in zwei Faltenkomplexe geschieden, wie dies in Textfig. 16 (*sl 1* u. *2*) angedeutet ist. Auch an den noch nicht völlig ausgestülpten und den kollabierten Sacculis macht sich diese Grenze als eine lange Längsfalte (*lf* Fig. 33) bemerkbar.

Was nun den feineren Bau der Sacculi selbst betrifft, so bestehen



Textfig. 16.

Horizontalschnitt durch das Hinterleibsende mit eingezogenen Sacculi laterales von *Bombyx mori* ♀. Vergr. 36 : 1.

dieselben aus einem mächtigen, vielfach gefalteten, einschichtigen Drüsenepithel (Fig. 34 *hy*) und einer farblosen, nicht ganz so starken Cuticula (*cut*), welch letztere eine ziemlich regelmäßige parallele Schichtung aufweist und auf ihrer Oberfläche mit kleinen Chitinstacheln (*chst*) dicht besetzt ist. Die das Drüsenepithel zusammensetzenden Zellen sind stark flächenhaft entwickelt. In Fig. 35 sind vier solcher Drüsenzellen, von der Fläche gesehen, zur Darstellung gebracht worden.

Sie sind langgestreckt, annähernd spindelförmig gestaltet und bergen einen großen, fußsohlenartig gestalteten Kern (*dk*). Derselbe ist scharf konturiert und mit einem grobkörnigen Chromatin ausgestattet. Besonders reich sind die Drüsenzellen an Vacuolen (*v*), die aber merkwürdigerweise niemals die Größe von 0,006 mm überschreiten. Zuerst bilden sich die kleineren Vacuolen, die dann verschmelzen und allmählich die Maximalgröße erreichen. Wie der Querschnitt zeigt (Fig. 34), schmiegen sich die Vacuolen den Kernen ganz eng an; oftmals erwecken sie sogar den Anschein, als ob sie allein von den großen Kernen ausgeschieden würden, da sie zum großen Teil in demselben gelegen sind. So viel ist aber damit sichergestellt, daß der Kern an der Secretion einen gewissen Anteil hat.

Das von den mächtigen Drüsenzellen in den Vacuolen zur Ausscheidung gebrachte Secret muß nun durch die farblose und weiche Cuticula (*cut*) hindurch diffundieren, um auf der Oberfläche des nach außen gestülpten Duftsackes verdunsten zu können. Vielleicht wird auch die Cuticula, da sie aus einem zarten und weichen Chitin besteht, durch den gewaltigen Blutdruck stark ausgedehnt. Das Secret hätte in diesem Falle nur noch eine dünne Membran, ähnlich wie bei *Orgyia antiqua*, zu passieren.

Über die chemischen Eigenschaften des Duftsecretes vermag ich auch hier nichts auszusagen. Selbst bei diesem so hoch ausgebildeten Duftapparat habe ich nicht einmal einen Geruch wahrnehmen können. Die Deutung der Sacculi laterales als ein Duftorgan ist aber trotzdem durch die anatomischen Befunde und die biologischen Beobachtungen außer Zweifel gestellt.

Zum Schlusse wäre nur noch kurz auf den Mechanismus der Ein- und Ausstülpung einzugehen. Die Ausstülpung erfolgt, wie schon wiederholt erwähnt worden ist, durch Infiltration der Säcke mit Blut. Zum Zurückziehen der Säcke sind besondere Muskeln in deren Dienst gestellt worden. Sie inserieren einerseits an dem ventral gelegenen Teil der Duftsäcke und anderseits an der ventralen Wendung des siebenten Abdominalsegments. Zunächst wird bei ihrer Kontraktion der äußere Faltenkomplex (*sl 2*) zurückgezogen. Der innere folgt dann höchstwahrscheinlich infolge seiner eignen Elastizität nach. Gleichzeitig tritt auch durch Erweiterung des Thorax und der vorderen Abdominalsegmente das Blut zurück, wodurch die letzten Segmente in ihre normale Lage zurückkehren können, wie sie im Horizontalschnitt auf Textfig. 16 dargestellt ist.

III. Die dorsal zwischen siebentem und achtem Segment ausstülpbaren Duftpinsel von Euploea asela und Danais septentrionalis (♂♂).

Gewissermaßen als Anhang und als eine Ergänzung der Befunde von Illig (11) sollen zum Schlusse der vorliegenden Abhandlung noch die Duftpinsel der Männchen von *Euploea asela* und *Danais septentrionalis* einer vorwiegend histologischen Betrachtung unterzogen werden. Das überaus kostbare, gut konservierte Material zu diesen Untersuchungen verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. Doflein, der es gelegentlich seiner ostasiatischen Forschungsreise auf Ceylon gesammelt hat. In seiner bereits erschienenen Reisebeschreibung widmet er auch diesen Duftorganen ein kurzes Kapitel und gibt dazu zwei ausgezeichnete Bilder von den genannten Schmetterlingen mit den völlig entfalteten Duftpinseln. Mit dem Material sandte mir Doflein nicht nur seine nach dem lebenden Tier gezeichneten Skizzen, sondern teilte mir auch in aller Kürze seine biologischen Beobachtungen mit, welch letztere ich auch hier kurz wiedergeben will.

Die Duftpinsel hat Doflein zum erstenmal in Saigon in Cochinchina bei einer noch nicht bestimmten *Euploea*-Art beobachtet. Bei dieser Form war der Duft sehr stark, etwa wie Muskatnuß, aber von ganz eignem Aroma. Doflein war von der Stärke des Geruches sehr überrascht und ließ seine Beobachtung von seinem europäischen Diener, also einem nicht voreingenommenen Mann, bestätigen, indem er ihn fragte, waß ihm auffiele.

In Hongkong konnte er dieselbe Erscheinung bei *Euploea deione* Westw. konstatieren. Der Duft war hier schwächer, erinnerte an frischen Blumengeruch und wechselte sehr nach der Witterung. Er war stark bei Trockenheit und Sonnenschein, schwach bei bedecktem Himmel und feuchter Luft. Im Palast von Nagoya in Japan fing Doflein eine *Cocytodes caerulea*, eine den Catocalen nahestehende Form, die am Hinterleib sehr starke Büschel von weißgelber Farbe besaß. Von diesen strömte ein starker ätherischer Geruch aus, der am ehesten an Apfelsäure erinnerte.

Was nun schließlich die in Ceylon beobachteten Formen anlangt, so hatten beide einen kaum wahrnehmbaren Duft, was vielleicht mit dem damals vorherrschenden feuchten Wetter zusammenhing. Beide Gattungen flogen an den nämlichen Orten, am Rande der Dschungels, an Lichtungen, Wegerändern und in der Nähe der Ortschaften und sind sehr häufig anzutreffen. Die gefangenen und beobachteten Exemplare waren von Vögeln viel weniger verletzt, als die an den gleichen Orten fliegenden Papilionen.

Die Duftpinsel werden von dem lebenden Tiere bei einem ganz sanften Druck auf den Thorax vorgestreckt und eventuell entfaltet. Die Entfaltung geschieht zwangsläufig. Bei grobem Druck auf den Hinterleib wird das Organ nicht vorgestreckt. In dem durchsichtigen Stiel sieht man eine gelbliche Flüssigkeit, höchstwahrscheinlich Blut, deutlich fluktuierend sich bewegen. Man hat den Eindruck, daß der Druck dieser Flüssigkeit den Duftpinsel herauspreßt, worauf sich die einzelnen Haare des Pinsels durch ihre eigne Elastizität entfalten. Die Weibchen dieser Arten haben ebenfalls am Hinterleibsende Borstenbüschel, welche sich aber stark von denjenigen der Männchen unterscheiden. Die Duftbüschel der Weibchen von *Euploea asela* sind bereits oben eingehend beschrieben worden.

Ich wende mich nunmehr einer vorwiegend histologischen Beschreibung dieser Duftapparate zu, da ihre Lagebeziehungen zu den übrigen Organen und der Mechanismus des Vorstreckens und Einziehens von Illig eingehender geschildert worden sind. Ich war zudem nicht in der Lage, diese Befunde von Illig bestätigen zu können, weil mir nur einige abgeschnittene Hinterleibsenden mit den ausgestülpten Duftpinseln für meine Untersuchungen zur Verfügung standen. Hinsichtlich der histologischen Verhältnisse ist aber noch manches zu ergänzen, was Illig an seinem mangelhaft konservierten Material zu sehen versagt war. Da, wie aus den Untersuchungen Illigs hervorgeht, die Duftorgane bei den verschiedenen Gattungen und Arten sich unabhängig voneinander entwickelt haben, so darf es uns nicht wundernehmen, wenn diese auch bei naheverwandten Arten in mancher Hinsicht Unterschiede aufweisen. Auf diesen Umstand werden wohl auch die Differenzen zwischen den histologischen Befunden Illigs und den meinigen zum größten Teile zurückzuführen sein.

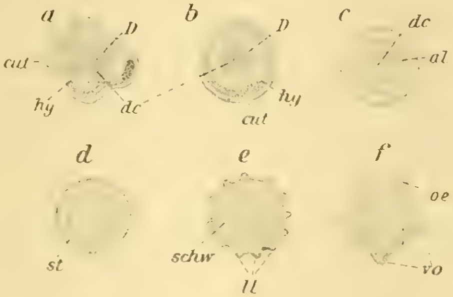
a. Die Duftpinsel der Männchen von *Euploea asela* M.

(Fig. 36—41.)

Die Duftpinsel dieser *Euploea*-Art werden, wie die genau nach den mir von Doflein übersandten Exemplaren gezeichneten Fig. 37 u. 38 zeigen, fast dorsal zwischen siebentem und achtem Abdominalsegment zur Ausstülpung gebracht. Bei dem Exemplar, nach dem Fig. 37 gezeichnet ist, waren sie nicht vollständig in die zugehörigen Taschen zurückgezogen. Die beiden Pinsel ragen daher mit ihren distalen Enden aus dem langgestreckten siebenten Abdominalsegment heraus.

Darunter, also ventral, kommen die für die Männchen charakteristischen sogenannten Afterklappen teilweise zum Vorschein, mit denen das weibliche Hinterleibsende während der Begattung festgehalten wird. Fig. 38 stellt die beiden Duftpinsel in fast völliger Entfaltung dar. Zwischen den ebenfalls durch den Blutdruck weit vorgestreckten Afterklappen (*akl*) wird der mächtige Penis (*pe*) mit seinem langen Ductus ejaculatorius (*d.ej*) deutlich sichtbar. In Fig. 36, die nach einer von DOFLEIN entworfenen Skizze gezeichnet ist, sind die Duftpinsel vollständig entfaltet. Dorsolateral von den Afterklappen, unter einem Winkel von ungefähr 60° zur Längsachse des Tieres, finden wir sie hier zur Ausstülpung gebracht. Die ganze Innenwand der eingezogenen Dufttasche ist durchweg besetzt mit 3,6 mm langen Drüsenhaaren (*dh*), die mit den von ILLIG beschriebenen Dufthaaren seiner nicht bestimmten *Euploea*-Art fast vollkommen übereinstimmen. Das Duftorgan der von ILLIG untersuchten *Euploea*-Art ist dadurch ausgezeichnet, daß das distale Ende jeder Dufttasche medianwärts sich umschlägt. Die Tasche wird dadurch anscheinend in zwei Abschnitte zerteilt, die durch einen umgebogenen Hals miteinander in Verbindung stehen. Bei meinen Exemplaren von *Euploea asela* mit meist vollständig entfalteten Duftpinseln war diese Trennung nur leicht angedeutet. In dem medianwärts umgebogenen Taschenteil hat auch ILLIG eigentümlich gestaltete, äußerst zarte Haarschuppen gefunden, die meine *Euploea*-Art vollkommen vermissen läßt. Vielmehr ist die ganze Dufttasche innen besetzt mit den nämlichen Dufthaaren, wie sie ILLIG in dem Hauptabschnitt der Tasche vorgefunden hat. Daß der innerste Teil der Tasche nicht wie ein Handschuhfinger umgekrempelt wird, kann auch ich bestätigen. Denn, wie die Fig. 36 u. 38 zeigen, ragen die in diesem Teile sitzenden Dufthaare immer als ein langer dichter Pinsel (*dp*) aus der Tasche heraus, während die von dem umgekrempelten Hauptabschnitt ausgehenden, gesträubten Haare in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Jeder vollständig entfaltete Duftpinsel erinnert lebhaft an die mit einem dichten Pappus ausgestatteten Früchte von Hieracium virosum.

Jedes Dufthaar geht aus von einer langen schornsteinartigen Erhebung der Dufttasche, die sich bei schwächerer Vergrößerung als kleines Wärzchen (*w*) der außerordentlich fein und reichlich gefältelten Cuticula erweist. Ist der Duftpinsel zurückgezogen, so sind alle diese kleinen Wärzchen mit ihrer Spitze nach dem Hinterleibsende zu gerichtet. Auf der umgekrempelten Wandung der Dufttasche liegen sie dagegen entgegengesetzt. Diejenigen Dufthaare, welche nicht gesträubt werden, stammen wahrscheinlich aus dem medianwärts umgeschlagenen und nicht ausstülpbaren Dufttaschenteil. Daß die in dem unteren Taschenteil befindlichen Haare ebenso gebaut und gestaltet sind wie die im Hauptabschnitt, lehrt schon ein Blick auf den in Fig. 39 dargestellten Querschnitt durch einen entfalteten Duftpinsel; denn innen und außen treffen wir hier gleichgestaltete Querschnitte von Dufthaaren. Der Übersicht halber habe ich sechs solcher Querschnitte — die ersten drei sind durch eine der langen schornsteinartigen Erhebung der Cuticula gelegt — in den Textfig. 17 *a*—*f* etwas schematisiert wiedergegeben. Fig. 17*a* repräsentiert einen Querschnitt durch den Basalteil des Schornsteines. In seinem Innern sehen wir den weiter unten näher zu beschreibenden Halsteil der Drüsenzelle mit fünf Drüsenkanälen (*dc*). In dem darauffolgenden Querschnitt *b* haben sich die fünf Kanäle vereinigt. *c* ist durch das distale Ende des Schornsteines gelegt, *d* durch den Basalteil des Dufthaares, *e* durch dessen unteren und *f* durch den oberen Teil. Jedes einzelne Dufthaar besteht danach aus einem kräftiger gebauten, mit Längsleisten (*ll*, Textfig. 17 *e*) versehenen Basalteil und einem zarteren distalen Teil, an dem die Längsleisten fehlen. Dafür treten aber an der zarten Wandung kleine balkonartige Vorsprünge auf, die gestützt werden durch zarte, aus dem inneren maschigen Gewebe heraustretende Chitinbälkchen (*chb* u. *vo* Fig. 41). In diesen Vorsprüngen sind auf der der Dufthaarspitze zugekehrten flachen Seite die Öffnungen (*oe*) für das auszutretende Secret (*se*) gelegen. Letztere sieht man am besten an den Stellen, wo sie noch durch Secretpartikelchen in Gestalt kleiner Kügelchen verstopft sind.



Textfig. 17.

Querschnitte durch eine *Alveole* (*a*—*c*) und durch ein Dufthaar (*d*—*f*) von *Euploea asela* ♂. Vergr. 200 : 1.

Der Zwischenraum zwischen dem nicht umgekrempelten und dem umgekrempelten Teil der Dufttasche ist fast ganz ausgefüllt von geronnener Blutflüssigkeit (*bl*) mit spärlich eingestreuten Blutzellen (*blz*, Fig. 39). Begrenzt wird die Dufttasche gegen diesen mit Blut angefüllten Raum von einer dünnen gemeinsamen Intima (*in*), die sich an manchen Stellen deutlicher abhebt.

Das Epithel der Dufttaschen setzt sich aus hoch differenzierten Drüsenzellen und aus kleineren, unregelmäßig gestalteten Hypodermiszellen zuammen (Fig. 39 u. 40, *D* u. *hyz*). Es handelt sich hier um ansehnliche Drüsenzellen, deren jede eine warzenförmige Auftreibung der vielfach gefalteten Cuticula bedingt. In den Drüsenzellen, deren größter Durchmesser durchschnittlich 0,08—0,1 mm mißt, ist, wie der Querschnitt (Fig. 39) durch den Duftpinsel und der Längsschnitt durch eine solche Drüsenzelle (Fig. 40) lehrt, nur je ein großer, höchst unregelmäßig gestalteter Kern (*dk*) enthalten. Er weist, da wir es sicherlich mit Zellen zu tun haben, die schon länger secretorisch tätig waren, Lücken in seinem Chromatingerüst auf. Es ist dies gleichzeitig wieder ein Beweis dafür, daß auch der Kern an der Secretion beteiligt ist. Um den Kern treffen wir ferner größere und kleinere Vacuolen (*v*), von denen konstant fünf wohl differenzierte Drüsengänge in einen langen, halsförmigen Fortsatz der Zelle führen. Alle fünf Gänge (*dc*) vereinigen sich zu einem einzigen Kanal mit nur wenig erweitertem Lumen. Im Längsschnitt (Fig. 40) sind nur drei von diesen Gängen getroffen, im Querschnitt durch den Halsteil der Drüsenzelle (Textfig. 17 *a*) kann man dagegen alle fünf deutlich erkennen. Kurz vor der Ansatzstelle des Dufthaares erweitert sich das Lumen des Kanals und mündet, gewissermaßen einen kleinen Vorhof bildend, in den hohlen Basalteil des Dufthaares. Die Dufthaare sind nun nicht, wie gewöhnlich, der langgestreckten, schornsteinartigen Alveole gelenkig eingefügt, sondern direkt mit ihr verwachsen. Sämtliche Gänge finden wir wiederum umsäumt von der bekannten, wabenförmig gestalteten und wenig färbbaren Protoplasmazone (*hz*). Irgend ein Secret habe ich weder in den großen Vacuolen noch in den langen Drüsengängen sehen können. Jedenfalls ist dies durch die Konservierungsflüssigkeit (Sublimat-Alkohol) ausgelaugt worden. Merkwürdig muß es daher erscheinen, daß es sich in den Dufthaaren selbst in Gestalt kleiner Kügelchen (Fig. 41 *se*) gehalten hat. Die Drüsenzellen werden eingehüllt von langgestreckten Hypodermiszellen, die auch in den langen schornsteinartigen Alveolen unter einer zweischichtigen Cuticula den Hals der Drüsenzelle wie ein Mantel umkleiden.

Besonders schön war auf den Längsschnitten die Anheftungsweise des langen Rückziehmuskels zu sehen. Innerhalb der cylindrischen Hypodermiszellen ist es nämlich zur Ausbildung einer kurzen Sehne (*sh*) gekommen. Letztere ist jedenfalls auch ein Ausscheidungsprodukt der umliegenden Hypodermiszellen, ebenso wie die faltenreiche Cuticula der ganzen Dufttasche, in welche auch die Sehne direkt übergeht. An jede chitinige Sehne setzt sich eine deutlich quer gestreifte Muskelfaser an. Die Sehne ist innerhalb der Hypodermis meist vielfach geschlängelt und zeigt in ihrer Mitte eine dunkle Linie, über deren Entstehung und Bedeutung hier nichts ausgesagt werden kann.

b. Die Duftpinsel der Männchen von *Danais septentrionalis* B.

(Fig. 42—49.)

Die Duftpinsel der Männchen von *Danais septentrionalis* sind wesentlich einfacher gebaut als die von *Euploea asela*. Bei ihrer Beschreibung werde ich mich hauptsächlich auf die histologischen Verhältnisse beschränken, da Illig ihre Topographie und den Mechanismus des Ein- und Ausstülpens ganz eingehend geschildert hat. Fig. 43 u. 44 habe ich genau nach den von Doflein übersandten Exemplaren gezeichnet. In der Fig. 43 sind die dorsal von den beiden kräftigen Afterzangen zurückgezogenen, weißen Duftsäcke sichtbar, aus denen die distalen Enden, die Duftpinsel (*dp*), hervorschimmern. Fig. 44 stellt das Hinterleibsende mit den ausgestülpten, aber noch nicht entfalteten Duftpinseln dar. Die Fig. 42 endlich ist eine Reproduktion einer von Doflein nach dem lebenden Tiere gezeichneten Skizze. Wir sehen hier das Duftorgan in voller Entfaltung. Die Duftpinsel liegen in zurückgezogenem Zustande in langgestreckten Säcken, welche lateral im Abdomen bis zum vierten Hinterleibsringe reichen und dorsolateral von den beiden Afterzangen zur Ausstülpung gebracht werden. Mit dem Ausstülpen der Duftsäcke werden auch gleichzeitig die mit Sinnesborsten besetzten Afterklappen (*a.kl*) durch den Blutdruck weit hervorgepreßt. Zwischen ihnen erkennt man deutlich den Ductus ejaculatorius (*d.ej*), umgeben von zwei den Laminae abdominales sehr ähnlich gestalteten Endplatten.

Die den Duftpinsel zusammensetzenden Dufthaare sitzen nicht wie bei *Euploea* an der ganzen Innenwandung der Dufttasche, sondern sind auf den innersten Teil derselben beschränkt, wie dies der Querschnitt (Fig. 45) und noch besser der Längsschnitt (Fig. 46) durch den ausgestülpten Duftpinsel erkennen lassen. Jedes Dufthaar geht ebenso wie bei *Euploea* von einer schornsteinartigen Erhebung der überaus reich gefalteten Cuticula aus. Es ist, wie bei *Euploea*, nicht in das distale Ende der langgestreckten Aveole eingelenkt, sondern fest mit ihr verwachsen. Basalwärts weisen sie eine stärkere Chitinwandung auf, nach oben zu werden sie immer zarter. Trotzdem habe ich ihre feinere Struktur doch noch deutlich erkennen können. Die Dufthaare sind, wie der Querschnitt, Fig. 47, zeigt, walzenrund und nach außen begrenzt von 35—40 zarten Chitinlängsleisten (*ll*), die aber nicht parallel zur Längsachse des Haares, sondern in Spiralwindungen verlaufen (Fig. 48). Zwischen ihnen ist die Wandung von vielen kleinen Poren (*po*) durchbrochen, die in das innere feinmaschige Gewebe (*schw*) führen. Durch diese Öffnungen muß das Secret austreten und verdunsten. Ein andrer Weg ist ausgeschlossen, da jedes Haar mit seiner Alveole fest verwachsen ist und keine Öffnung zwischen Alveole und dem Basalteil des Dufthaares vorhanden ist, wie Illig es bei seiner *Danais plexippus* beschrieben hat.

Das Epithel des Duftsackes besteht an dem mit Dufthaaren besetzten Teil aus einfachen Hypodermis- und großen Drüsenzellen (Fig. 45, 46 und 49 *hy* und *D*). Die Drüsenzellen (Fig. 49 *D*) sind lang cylindrisch gestreckt und füllen die lang gestreckten Alveolen zum größten Teil aus. Ihre Wandung wird also nicht, wie bei *Euploea*, von Hypodermiszellen ausgekleidet. Die Drüsenzellkerne (*dk*) sind höchst unregelmäßig gestaltet und nach dem Drüsenkanal zu verästelt bzw. in kleine Falten (*fa*) ausgezogen. Die anliegenden, kleinen runden Kerne gehören zu den Hypodermiszellen und nicht, wie Illig angibt, zu den Drüsenzellen. Vacuolen vermißte ich in dem dicht und fein granulierten Protoplasma der Drüsenzellen. Dagegen ist ein langer und breiter Drüsenkanal (*dc*) ausgebildet, der an der reich gefältelten Seite des Kernes seinen Anfang nimmt und sich bis an das Dufthaar durch den Halsteil der Drüsenzelle fortsetzt. Drüsenzellen sowohl wie Hypodermiszellen sind nach innen zu begrenzt von einer dünnen gemeinsamen Intima (*in*), die sich hier und da von dem Zelleib abhebt. Am Grunde der Dufttasche greifen, wie Illig auch eingehender beschrieben hat, die Retractoren an, aber nicht wie bei *Euploea* vermittels Sehnen, sondern einfach mit breiter Fläche. Der Druck des Blutes ist manchmal so groß, daß selbst Fettballen (*cad*) mit in die Dufttasche hineingetrieben werden können.

Bremen, im Oktober 1908.

Literaturverzeichnis.

Hinsichtlich der Literaturangaben für die Duftorgane der männlichen Schmetterlinge verweise ich auf das ausführliche Verzeichnis in der Arbeit von ILLIG (11)].

1. EUGEN ANDREAE, »Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen?« Beihefte zum botanischen Centralblatt. Bd. XV.
2. HENRY BORGERT, »Die Hautdrüsen der Tracheaten«. Jena 1891.
3. CHOLODKOVSKY, »Über den Geschlechtsapparat von Nematois metallicus«. Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885.
4. K. W. v. DALLA TORRE, »Die Duftapparate der Schmetterlinge«. Kosmos, Jahrg. 1885. Bd. II.
5. P. DEEGENER, »Das Duftorgan von Phassus schamyl.« (Anatom.-histol. Teil.) Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII.
6. FR. DIERCKX, »Etude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides avec quelques remarques sur la classification des Carabides«. Extract de la Revue »La Cellule« t. XIII. I^{re} fascicule.
7. FR. FRIEDMANN, »Über die Pigmentbildung in den Schmetterlingsflügeln«. Arch. f. mikrosk. Anatomie. LIV. 1899.
8. K. GÜNTHER, »Über Nervenendigungen auf den Schmetterlingsflügeln«. SPENGELS Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie. Bd. XIV, Heft 4. 1901.
9. ER. HAASE, »Über sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen«. Zeitschr. f. Entomologie. Neue Folge. Heft 9.
10. — »Duftapparate indo-australischer Schmetterlinge«. Correspondenzblatt des entom. Vereins »Isis« zu Dresden Nr. 3, 1885 und Nr. 4, 1887.
11. K. G. ILLIG, »Duftorgane der männlichen Schmetterlinge«. Biblioth. zoologica Heft 38.
12. JACKSON, »Studies of the Morphology of the Lepidoptera«. I. Transact. Linn. Soc. 1890.
13. ST. KLEMENSIEWICZ, »Zur näheren Kenntnis der Hautdrüsen bei den Raupen und bei Malachius«. Verh. der k. k. zool. bot. Gesellsch. Wien. XXXII. 1882.
14. FR. KOEHLER, »Die Duftschuppen der Gattung Lycaena, auf ihre Phylogenie hin untersucht«. Zool. Jahrb. von SPENGEL. Bd. XIII, Heft 2. 1900.
15. HERM. KRAUSS, »Die Duftdrüse von Aphlebia bivittata«. Zool. Anz. XIII. 1890.
16. EDGAR KRÜGER, »Über die Entwicklung der Flügel der Insekten unter besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer«. Göttingen 1898.
17. A. G. MAYER, »The Development of the Wing Scales and their Pigment in Butterflies and Moths«. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIX. No. 5. Cambridge, Mass., U.S.A. 1896.
18. FR. MÜLLER, »Die Stinkkölbchen der weiblichen Maracujafalter«. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.

19. H. Nitsche, »Beobachtungen über die Eierdeckschuppen der weiblichen Prozessionsspinner (Gattung Cnethocampa)«. Sitz. Ber. d. Naturw. Ges. »Isis« Dresden. 1893.

20. W. Pétersen, »Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren«. Mémoires de l'académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. VIII Série. Tome IX. No. 6.

21. E. Röhler, »Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten«. Zool. Jahrb. von Spengel. Abt. f. Anat. Bd. XXII. Heft 2. 1905.

22. C. Schäffer, »Beiträge zur Histologie der Insekten«. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. III. 1889.

23. O. Schenk, »Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren, mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede«. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XVII. Heft 3. 1903.

24. R. Schneider, »Die Schuppen an den verschiedenen Flügel- und Körperteilen der Lepidopteren«. Halle 1878.

25. Jos. Schöbl, »Die Flughaut der Fledermäuse, namentlich die Endigung der Nerven«. Arch. f. mikrosk. Anat. VII. 1871.

26. Jos. Schwabe, »Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren«. Biblioth. Zoologica. Heft 50.

27. Ad. Seitz, »Allgemeine Biologie der Schmetterlinge; Ernährung und Fortpflanzung«. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. VII.

28. Semper, »Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Schmetterlingen«. Diese Zeitschr. Bd. VIII. 1857.

29. A. Spuler, »Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders bei Schmetterlingen«. Diese Zeitschr. Bd. VIII, Heft 4.

30. — »Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge«. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. V. Heft 8. 1895.

31. Herm. Stitz, »Geschlechtsapparate der Mikrolepidopteren«. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XIV u. XV.

32. M. B. Thomas, »The Androconia of Lepidoptera«. The American Naturalist. Vol. XXVII. 1893.

33. A. Tichomirow, »Atlas zur Seidenspinnerzucht«. [Russische Arbeit.]

34. W. L. Tower, »The Origin and Development of the Wings of Coleoptera«. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. VII. Heft 3. 1903.

35. E. Verson, »Das Hautdrüsensystem bei Bombyciden«. Zool. Anzeiger. 1890.

36. E. Weinland, »Über die Schwinger der Dipteren«. Diese Zeitschr. Bd. LI.

37. A. Weismann, »Über Duftschuppen«. Zool. Anzeiger 1878.

38. E. Zander, »Zum Genitalapparat der Lepidopteren«. Zool. Anzeiger Bd. XXVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der durchgehenden Figurenbezeichnungen:

I—V; α, β, Bezeichnung der Flügeladern nach SPULER [29];
6—9, Bezeichnung der vier letzten Abdominalsegmente;
af, After;
akl, Afterklappe;
al, Alveole;
alr, Randschuppenalveole;
as, Äußeres Chitinsäckchen der Alveole;
asch, Afterschopf;
ax, Achsenfaden d. Terminalschlauches;
bc, Bursa copulatrix;
bl, Blutflüssigkeit;
blz, Blutzellen;
cad, Corpus adiposum;
chb, Chitinbalken;
chba, Chitinband;
chh, Chitinhaken der Alveole;
chk, Chitinkuppel;
chpl, Chitinplatte;
chr, Chitinringwall;
chs, Chitinspangen;
chst, Chitinstachel;
cut, Cuticula;
cut o, Cuticula der Oberseite;
cut u, Cuticula der Unterseite;
D, Drüsenzelle;
Da, Darm;
db, Duftbüschel;
dbk, Kranzförmiges Duftbüschel;
dbp, Paariges Duftbüschel;
dc, Drüsenkanal;
dej, Ductus ejaculatorius;
df, Duftfalte;
dh, Dufthaar;
disc, Discoidalfeld;
dk, Duftdrüsenkern;
dl, Duftlöffel;
dp, Duftpinsel;
drf, Drüsenfalte;
drk, Selbständiger Drüsenkern;
ds, Ductus seminalis;
dsch, Duftschuppe;
d.seb, Ductus sebaceus;
dsk, Drüsensack;
fa, Falte;
fr, Frenulum;
fl, Flügel;
fs, Franse der Chitinlängsleiste;
g, Gang;
gldk, Glockenförmige Chitinverdickung des Drüsenkanals;
gl seb, Glandula sebacea;
H, Herz;
h, Hohlraum;
hb, Haarbüschel;
hf, Haftfeld;
hfl, Hinterflügel;
hy, Hypodermis;
hyz, Helle Protoplasmazone um den Drüsenkanal;
hze, Hüllzelle;
hzk, Hüllzellkern;
J, Intersegmentalraum;
in, Intima;
is, Inneres Chitinsäckchen der Alveole;
i, Jugum;
k, Kerne der Hypodermiszellen;
kdr, Kittdrüsen;
kgl, Kuppelgelenk;
ki, Kitt;
km, Kuppelmembran;
labd, Laminae abdominales;
lf, Längsfalte;
ll, Längsleiste;
M, Muscularis;
m, Muskeln;
ma, Mantelschicht;
N, Nerv;
n, Nucleolus;
ne, Nervenendästchen;
nf, Nervenfaser;
nk, Neurilemmkern;
o, Oberseite;
obc, Orificium bursae copulatricis;
oe, Öffnung;

o.g, Orificium genitale;
ov.c, Oviductus communis;
pc, Porenkanal;
po, Pore;
prb, Protoplasmabrücken im Flügelfeld;
r, Secretreservoir;
ret, Retractor;
sb, Sinnesborste;
sch, Gewöhnliche Deckschuppe;
schw, Schwammiges Gewebe im Innern der Schuppe;
se, Secret;
sh, Sehne;
sk, Sinneskuppel;
sl, Sacculi laterales;
ss, Sinnesschuppe;
s seb, Saccus sebaceus;
sst, Sinnesstachel;
st, Schuppenstiel;
stf, Endstiftchen des Terminalschlauches;
stg, Stigma;
sz, Sinneszelle;
szg, Sinneszellgruppe;
szk, Sinneszellkern;
Tr, Tracheenstamm;
tr, Nebentrachee;
trk, Tracheenmatrixkern;
tsch, Terminalschlauch;
tst, Terminalstrang;
u, Unterseite;
v, Vacuole;
vest, Vestibulum;
vfl, Vorderflügel;
vo, Vorsprung;
w, Wärzchen;
za, Zacken der Porenkanalwandung;
zh, Zähnchen der Längsleisten.

Tafel XII—XVII.

Adopaea lineola (Fig. 1—3).

Fig. 1 *a*. Duftschuppe aus dem großen Duftschuppenfeld, *b*. Duftschuppe aus dem kleinen Duftschuppenfeld, Vergr. 360 : 1.

Fig. 2. Zwei große Drüsenzellen nebst den zugehörigen Duftschuppenalveolen von der Fläche gesehen. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Duftschuppe aus dem großen Duftschuppenkomplex. Vergr. 1000 : 1.

Aciptilia pentadactyla (Fig. 4—8).

Fig. 4. Ein Weibchen von *Aciptilia pentadactyla* in natürlicher Größe; die Ader II des Hinterflügels trägt die Duftschuppen.

Fig. 5. Unterseite des linken Hinterflügels mit den Duftschuppen auf den Adern II_1 u. II_2. Vergr. 7,5 : 1.

Fig. 6. Duftschuppe von der Ader II_1. Vergr. 335 : 1.

Fig. 7. Teil der Adern II_1 u. II_2 von der Fläche gesehen. Vergr. 555 : 1.

Fig. 8. Längsschnitt durch die Flügelader II_1; kombiniertes Bild. Vergr. 800 : 1.

Notris verbascella (Fig. 9—14).

Fig. 9. Weibchen von *Notris verbascella*. Vergr. 2 : 1.

Fig. 10. Zwei Drüsenzellen mit Duftschuppenalveolen von der Fläche gesehen. *a*, aus der Flügelader II; *b*, aus dem Flügelfelde. Vergr. 800 : 1.

Fig. 11. Teil der Flügelader IV mit Trachee und Nervenstamm; von letzterem geht ein Ast zur Innervierung zweier Sinnesschuppen in das Flügelfeld ab. Vergr. 800 : 1.

Fig. 12. Innervierung eines Sinnesstachel aus dem Vorderflügelrand von *Stilpnotia salicis*. Die Sinneszellgruppe ist von drei großen Hüllzellen umgeben. Vergr. 416 : 1.

Fig. 13. Teil des Flügelrandes von *Notris verbascella,* wo die Ader IV in den Flügelrand mündet und die beiden Sinneskuppeln gelegen sind. Vergr. 800 : 1.

Fig. 14. Längsschnitt durch eine Sinneskuppel. Vergr. 1000 : 1.

Gonopteryx rhamni ♀ (Fig. 15—17).

Fig. 15. Die vier letzten Abdominalsegmente mit ausgestülptem Duftbüschel, von der ventralen Seite gesehen. Vergr. 17 : 1.

Fig. 16. Teil der Duftschuppenoberfläche mit den feinen Poren. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 17. Zwei zu den Duftschuppen gehörige Drüsenzellen quergeschnitten. *a*, mit längsgeschnittenem Kern; *b*, mit deutlichem Drüsengang. Vergr. 1000 : 1.

Euploea asela ♀ (Fig. 18—22).

Fig. 18. Die drei letzten Abdominalsegmente mit nicht entfalteten Duftbüscheln. Vergr. 10 : 1.

Fig. 19. Dieselben mit entfalteten Duftbüscheln. Vergr. 2 : 1.

Fig. 20. Horizontalschnitt durch die beiden letzten Segmente; die Duftbüschel sind quergeschnitten. Vergr. 60 : 1.

Fig. 21. Zwei Drüsenzellen mit den Duftschuppenalveolen im Längsschnitt aus dem oberen Duftbüschel. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 22. Eine Drüsenzelle mit Alveole aus dem unteren paarigen Büschel, längsgeschnitten. Vergr. 1000 : 1.

Stilpnotia salicis ♀ (Fig. 23—24).

Fig. 23. Die drei letzten Abdominalsegmente, von oben auf das Afterfeld gesehen. Vergr. 7,5 : 1.

Fig. 24. Zwei Drüsenzellen mit einer Alveole im Längsschnitt. Vergr. 555:1.

Taumatopoea pinivora ♀ (Fig. 25—27).

Fig. 25. Hinterleibsende eines *Pinivora*-Weibchens mit dem Afterschopf. Vergr. 11 : 1.

Fig. 26. Teil des Afterschopffeldes mit den mächtigen Alveolen und Drüsenzellen von der Fläche gesehen. Vergr. 555 : 1.

Fig. 27. Längsschnitt durch das Afterschopffeld. Vergr. 600 : 1.

Orgyia antiqua ♀ (Fig. 28—31).

Fig. 28. Weibchen von *Orgyia antiqua* mit den rudimentären Flügeln, von der Seite gesehen. Vergr. 1 : 1.

Fig. 29. Das Hinterleibsende von der Ventralseite gesehen. Vergr. 13,5 : 1.

Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch das Hinterleibsende; stark schematisiert. Vergr. 26 : 1.

Fig. 31. Zwei Drüsenfalten auf der quergeschnittenen Duftfalte. Vergr. 416 : 1.

Bombyx mori ♀ (Fig. 32—35).

Fig. 32. Weibchen mit ausgestülpten Sacculis lateralibus. Natürliche Größe.

Fig. 33. Achtes und neuntes Adominalsegment mit ausgestülpten, aber kollabierten Duftsäcken. Vergr. 15 : 1.

Fig. 34. Teil eines faltenreichen Sacculus im Längsschnitt. Vergr. 555 : 1.

Fig. 35. Mehrere Drüsenzellen im Flächenschnitt. Vergr. 600 : 1.

Euploea asela ♂ (Fig. 36—41).

Fig. 36. Vollkommen entfaltete Duftpinsel. Vergr. 2 : 1.

Fig. 37. Hinterleibsende mit nicht ganz zurückgezogenem Duftpinsel. Vergr. 10 : 1.

Fig. 38. Ausgestülpte, aber noch nicht vollständig entfaltete Duftpinsel. Vergr. 10 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch einen ausgestülpten Duftpinsel. Vergr. 84 : 1.

Fig. 40. Längsschnitt durch eine Drüsenzelle und die dazu gehörige langgestreckte Alveole. Vergr. 416 : 1.

Fig. 41. Teil eines Dufthaares (distales Ende). Vergr. 1000 : 1.

Danais septentrionalis ♂ (Fig. 42—49).

Fig. 42. Hinterleibsende mit vollständig entfalteten Duftpinseln. Vergr. 2:1.

Fig. 43. Hinterleibsende mit zurückgezogenen Duftpinseln. Vergr. 8 : 1.

Fig. 44. Hinterleibsende mit ausgestülpten Duftpinseln. Vergr. 8 : 1.

Fig. 45. Querschnitt durch den mit Drüsen besetzten Teil des Duftpinsels. Vergr. 105 : 1.

Fig. 46. Längsschnitt durch einen ausgestülpten Duftpinsel. Vergr. 79 : 1.

Fig. 47. Querschnitt durch ein Dufthaar. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 48. Teil eines Dufthaares. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 49. Zwei Drüsenzellen längsgeschnitten. Vergr. 600 : 1.

Über einen Sinnesapparat am Unterarm der Katze nebst Bemerkungen über den Bau des Sinusbalges.

Von

Dr. phil. F. Fritz,

Prosector am anatomischen Institut der Kgl. Tierärztl. Hochschule Stuttgart.

Mit Tafel XVIII und 2 Figuren im Text.

Anläßlich meiner Studien über die morphologische Wertigkeit der sog. Kastanien des Pferdes, jener Horngebilde, welche sich an der Medialseite des Unterarms, bzw. an der Medialseite des hinteren Mittelfußes befinden, kam mir eine Arbeit von Frank. E. Beddard (2), betitelt: »Observations upon the Carpal Vibrissae in Mammals« zu Gesicht.

In dieser Abhandlung macht der Autor auf Büschel langer, starker Haare, welche bei vielen Säugern am Handgelenk, nahe der »Wurzel des Daumens, und im allgemeinen auf dieser Seite (Radialseite) gelegen sind«, aufmerksam. Diese Haare sind nach Beddard infolge ihrer Größe oder häufig andrer Färbung leicht zu erkennen; stets aber können sie bei Abtasten der Haut vermöge ihrer »breiten Haarzwiebeln« konstatiert werden. Er nennt diese Haare »Carpal vibrissae«[1].

Beddard hat diese Haare bei fast allen von ihm untersuchten Säugergruppen (Marsupialier, Rodentier, Edentaten, Carnivoren und Prosimier; innerhalb der Gruppe der Ungulaten fand er sie nur bei *Hyrax*) gefunden, und zwar meist bei beiden Geschlechtern. Aufgefallen war ihm, daß die Haarbüschel einmal nicht immer bei allen Species einer Gattung und dann nicht konstant bei allen Individuen einer Tierspecies auftreten, sondern gelegentlich fehlen können. — Am Hinterfuß konnte Beddard diese Haare nur bei einem Marsupialier: *Petaurus sciureus* finden.

Diese Befunde sind nun für uns in zweierlei Hinsicht interessant. Einmal, weil Beddard es unternommen hat, auf eventuelle phylogenetische Beziehungen zwischen dem die Carpal-Vibrissen tragenden Hautkomplex und den erwähnten »Kastanien« der Equiden hinzuweisen[1]. — Auf diesen Erklärungsversuch hat bereits GOLDBECK (10) im Jahre 1902 in der Deutsch-Tierärztl. Wochenschrift (S. 330) auf Grund einer vorläufigen Mitteilung BEDDARDS aufmerksam gemacht. Ob es richtig ist, die BEDDARDsche Hypothese direkt abzulehnen, wie dies GOLDBECK getan hat, wollen wir einstweilen dahingestellt sein lassen; wir werden in einer späteren Arbeit darauf zurückkommen. So viel sei aber jetzt schon gesagt, daß wir uns zu der bis anhin üblichen, offenbar von JOLY u. LAVOCAT (1) übernommenen Deutung der »Kastanien«, die, wie neuerdings REINHARDT (18) in seiner Arbeit über »die Pleiodactylie beim Pferde« hervorhebt, in keiner Weise wissenschaftlich fundiert ist, nicht bekennen können.

---

[1] Anläßlich der Naturforscher- und Ärzteversammlung in Dresden hat Brandes (5) vier solcher Tastborsten an der Handwurzel des Bibers demonstriert.

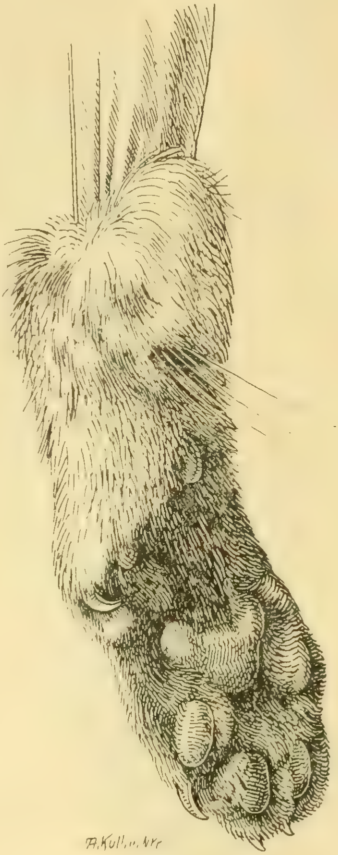
Des weiteren interessieren uns nun namentlich auch BEDDARDS Befunde deswegen, weil er diese Vibrissen auch bei einem unsrer Haussäugetiere, der Katze, gefunden hat. Er geht darüber kurz hinweg, indem er sagt (l. c. S. 130): »I have found it in representatives of the Aeluroidea (Domestic Cat, Lion, *Cynictis levaillanti*, *Herpestes pulverulenta*), ...« Da sich BEDDARD im allgemeinen damit begnügt, das Vorkommen der Carpalvibrissen bei den verschiedenen Tiergruppen zu konstatieren, ohne gerade detaillierte Angaben zu machen, wir bisher aber gerade in unsrer Spezialliteratur noch keinerlei Beschreibungen über diese Dinge haben, bzw. die Existenz solcher Carpalvibrissen unbekannt zu sein scheint, anderseits dieser Hautkomplex noch keiner mikroskopischen Untersuchung unterworfen worden ist, so mögen an dieser Stelle vorerst einige Details mitgeteilt werden.

---

[1] Außer von BEDDARDS Seite wird neuerdings auch von andern Zoologen nach einer andern Homologisierung gesucht. So schreibt M. WEBER (23) in seinem vortrefflichen Buche »Die Säugetiere« (S. 598): Ihre Lage an der Innenseite der Extremitäten vorn oberhalb des Carpalgelenkes, hinten gleich unterhalb der Ferse schließt den oft ausgesprochenen Gedanken aus, daß es die Hornbekleidung eines übrigens spurlos verloren gegangenen Fingers sei. Dies Gebilde fehlt hinten den Eseln und gestreiften Pferden. Seine Bedeutung ist dunkel; von manchen wird es als Andeutung der Ausmündung von gehäuften Hautdrüsen aufgefaßt, die aber verloren gingen.«

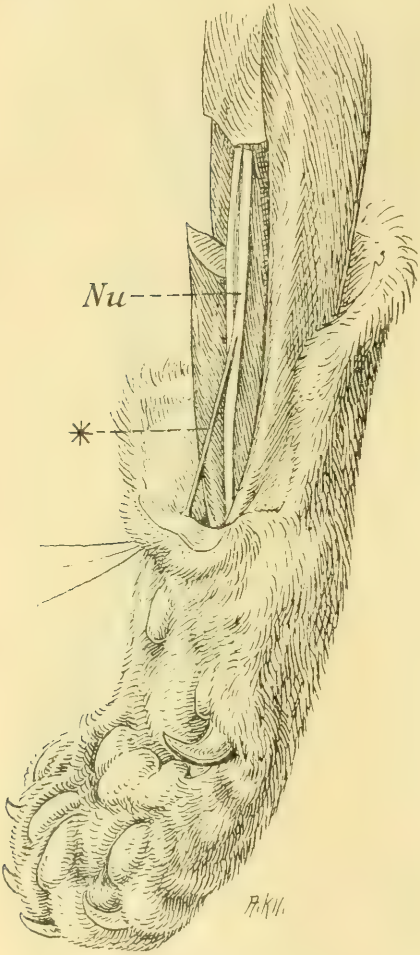
EWART (8) möchte die Kastanien am Hinterfuß als Rudiment eines Sohlenpolsters von der Zeit herstammend, da die Vorfahren des Pferdes plantigrad waren, betrachten. Er drückt sich in einem Vortrag, den er in der Royal Society zu London über einen Bastard zwischen einem *Przewalski*-Pferde und einem Hochlandspony gehalten hat, folgendermaßen aus: Von dem Rumpf und den Gliedmaßen ist nur zu erwähnen, daß der Rücken etwas lang ist, die Hufe ebenfalls lang waren, und daß die Hornwarzen an den Hinterbeinen fast ganz hinten sitzen und den Schluß zulassen, daß sie die Spuren des Sohlenpolsters eines entfernten Vorfahren sind. (Zitiert nach einem Ref. in Sport in Bild 1908, S. 320 u. 321.)

Betrachtet man die Vorderextremitäten einer Katze (Textfig. 1) von der Volarseite her, dann fallen einem bei aufmerksamer Beobachtung etwa $2^1/_2$ cm über dem Carpalballen und etwas medial von diesem, mehrere — ich konnte an den von mir untersuchten Tieren drei bis sechs zählen — durch ihre Derbheit und Länge ausgezeichnete Haare auf, die in der Tat, wie Beddard ganz richtig hervorhebt, Spürhaaren ähnlich sind. Diese Haare habe ich stets bei allen von mir untersuchten Individuen gefunden, und schien es den Eindruck zu machen, wie wenn sie namentlich bei älteren männlichen Tieren stärker wären als bei weiblichen. — Die Carpalvibrissen der Katze stehen gewöhnlich in zwei zur Längsachse des Unterarmes senkrecht gerichteten Reihen, so zwar, daß in der einen die Mehrzahl, in der andern ein oder zwei Haare stehen. — Die Haare sind meist weiß, soviel wir beobachten konnten, auch wenn die betreffende Hautpartie im übrigen pigmentierte Haare besitzt.



Textfig. 1.
Spürhaare am Unterarm der Katze.

Tastet man nun die Ursprungsstelle dieser Haare ab, dann kann man konstatieren, daß sie auf einer in den Deckhaaren verborgenen Erhebung der Haut ihren Ursprung nehmen, die sich ähnlich einer zerklüfteten Warze anfühlt. Dies rührt daher, daß die verdickten Haarbälge, wie wir uns einmal ausdrücken wollen, einzeln über das Niveau des kleinen Höckerchens, die Epidermis erhebend, hervorragen. Präpariert man an Kadavern die Haut sorgfältig ab, so nimmt man an der der Subcutis zugewandten Partie der betreffenden Hautstelle zunächst ein kleines Gefäßnetz wahr. Darüber sieht man bei durchfallendem Licht, zumal bei Fellen weißer Katzen, die Haarbälge schön rosa durchschimmern — diese Färbung tritt beim Aufhellen zwecks mikroskopischer Verarbeitung namentlich hervor. Es läßt sich schon jetzt sagen, daß wir es hier offenbar mit Sinusbälgen zu tun haben.



Textfig. 2.

Der Nervus ulnaris ist eine Strecke weit freigelegt und zeigt den zu dem Sinnesapparat abgehenden Nervenast. *Nu*, Nervus ulnaris; * das zu dem Sinnesapparat abgehende Nervenästchen.

An diesen Hautkomplex sehen wir nun regelmäßig einen kleinen Nerven (Textfig. 2*) von etwa 1 mm Dicke ziehen, der sich kurz vor seiner Eintrittsstelle in zwei bis drei Fädchen aufteilt, die dann, wie wir sehen werden, unter und zwischen den Bälgen ein mikroskopisches Astwerk bilden. Der erwähnte Nervenast tritt zwischen Musc. flexor carpi ulnaris und Musc. flexor digitor. superficialis an die Oberfläche, nachdem er etwa 2,5 cm unterhalb der Abgabestelle des Ram. dorsalis aus dem Nerv. ulnaris (Textfig. 2 *Nu*) seinen Ursprung genommen hat.

Auch Beddard (2) hat beobachtet, daß diese Hautstelle durch einen besonderen Nerven versorgt wird, so beschreibt er (l. c. S. 133) beim Coati (siehe auch Fig. 20 seiner Abhandlung) einen »schönen« Nerven, der, wie er sich ausdrückt, vom »Armnerven« abgeht und bei teilweiser Präparation der Muskeln zum Vorschein kommt. Dieser Nerv ist nun nach Beddard in seinem Vorkommen und Verhalten variabel. So fand er denselben im Verhältnis zur Größe des fraglichen Hautkomplexes schmal beim Gürteltier; gar keinen sah er bei *Hyrax*. Es hängt dies offenbar mit gewissen Modifikationen im

Aufbau bzw. in der Funktion dieser Hautstelle zusammen, und BEDDARD nimmt wohl mit Recht an, daß da, wo der Nerv wenig oder gar nicht entwickelt ist, das Organ in Rückbildung begriffen sei.

Wenn wir nun, nach den makroskopischen Verhältnissen zu schließen, in diesem Hautkomplex offenbar ein Sinnesorgan: »Carpal sense-organ« nach BEDDARD vermuten müssen, so werden wir in dieser Anschauung erst recht durch die mikroskopische Untersuchung bestärkt.

Um eine möglichst gute Übersicht zu bekommen, wurden Serienschnitte von Material, das frisch getöteten Katzen entnommen, in MÜLLERscher Flüssigkeit, 4%iger Formollösung und FLEMMINGscher Lösung fixiert war, angefertigt. Gefärbt wurde mit Hämalaun und Eosin, nach VAN GIESON, und mit Karmin. Zwecks Darstellung der elastischen Fasern benutzten wir die WEIGERTsche Säurefuchsin-Resorcinfärbung.

Die makroskopischen Nervenfädchen, welche in die Haut eindringen, lassen sich nun auch in ihrem mikroskopischen Verlauf noch weiter verfolgen, und zwar namentlich schön an FLEMMING-Präparaten (Taf. XVIII, Fig. 1 *N*). Die obersten Schichten der Subcutis und die angrenzenden Partien des Coriums weisen nämlich eine Menge von vielfach dicht beieinander liegenden Quer- und Schiefschnitten, bzw. Längsschnitten durch Bündel markhaltiger Fasern auf. — Die Nervenfädchen haben sich reichlich aufgeteilt. — Das Vorkommen markhaltiger Bündel läßt sich auch in den höheren Coriumschichten konstatieren, und zwar treffen wir sie entweder der Epidermis oder den Sinusbälgen zustrebend. In letztere treten sie ein unter Durchbohrung der äußeren Balglage, teilen sich noch feiner auf und ziehen mit den Balkenzügen, welche den Sinus teilweise durchsetzen, zur inneren Balgschicht (Details siehe BONNET [3], BOTEZAT [4], KSJUNIN [11] und SZYMONOWICZ [22]).

Zwischen den Nerven-Quer-, Längs- und -Schiefschnitten sehen wir Schnittbilder von Gefäßen; die Blutversorgung dieses Hautkomplexes ist schon mit Rücksicht auf die Sinusbälge eine reichliche.

Von besonderem Interesse ist nun das folgende Vorkommnis. Unter den Sinusbälgen lassen sich stets mehrere, nur durch schmale Bindegewebszüge voneinander getrennte Gebilde konstatieren, die bald mehr kreisrund, bald mehr länglichoval erscheinen und um eine mehr homogen erscheinende, von rundlichen oder ovalen Kernen umgebene Achsenzone eine deutliche lamelläre Schichtung zeigen. An günstig getroffenen Stellen kann man eine markhaltige Nervenfaser an den einen Pol des Ovals herantreten sehen. Diese Gebilde, deren Anzahl in einem bestimmten Verhältnis zu der Zahl der Sinushaare zu stehen scheint, sind unschwer als quer- bzw. längsgetroffene Lamellenkörperchen (Pacinische) (Taf. XVIII, Fig. 1 *P.k*) zu deuten, wie wir sie auch sonst gelegentlich in der Subcutis oder im Corium unsrer Haustiere und namentlich schön und häufig im Mesenterium der Katze antreffen.

Es soll gleich hier schon hervorgehoben werden, daß diese Lamellenkörperchen zusammen mit den Sinusbälgen — über eine solche Vergesellschaftung von diesen beiden Gebilden konnte ich sonst nirgends Angaben finden — das Charakteristicum dieses Hautkomplexes ausmachen und ihm den Stempel eines wohl ausgestatteten Tastorgans aufdrücken.

Den Hauptanteil der fraglichen Hautpartie beanspruchen zufolge ihrer Größe die schon oben angeführten, für den Fleischfresser typischen Sinusbälge mit Ringsinus (Taf. XVIII, Fig. 1 *R.S*). Da die Verhältnisse dieser Gebilde im allgemeinen wohl bekannt sein dürften, wollen wir uns einer Detailbeschreibung im allgemeinen enthalten; immerhin möge es gestattet sein, auf einige, wie uns scheint bis anhin zuwenig gewürdigte Verhältnisse im Aufbau dieser Bälge aufmerksam zu machen. Fürs erste möchten wir entgegen den meisten Beschreibungen hervorheben, wie dies bereits früher Bonnet (3) getan hat, daß die innere Balglage nur in ihrem distalen Abschnitt aus zirkulär angeordneten Bindegewebsfasern besteht, während diese in den übrigen Abschnitten genannter Balglage einen mehr längs gerichteten Verlauf nehmen. Zweitens können wir nach unsern Beobachtungen im Gegensatz zu der üblichen Ansicht, daß der distale, das Sinuskissen beherbergende Teil des Balges, eben der Ringsinus, vollständig frei von Bälkchen sei, konstatieren, daß unmittelbar unter dem sog. Dach des Balges sich eine mehr oder weniger große Anzahl von Bälkchen und dementsprechend Bluträumen vorfinden, die auch in dieser Partie dem Sinus ein schwammiges Aussehen verleihen. Das ist leicht erklärlich, wenn wir in Betracht ziehen, daß auch dieser Teil des Sinusbalges bis zur Geburt vollständig von Bälkchen durchsetzt ist, diese aber bald nach der Geburt reduziert werden (Martin [13]).

Ferner ist mir bei der Durchsicht gerade unsrer Literatur, speziell unsrer Lehrbücher, aufgefallen, daß über das Vorkommen und die Anordung der elastischen Fasern in den Schichten der Balgwandung keinerlei Angaben gemacht werden, wiewohl jene mit Rücksicht auf die Funktion des Sinusbalges von großer Bedeutung sind. Die früheren Autoren, welche über den feineren Aufbau der Balgwandung berichten (Gegenbaur [9], Leydig [14], Odenius [17], Dietel [6], Bonnet [3], Kölliker [13] und Renaut [19]), haben sich zum Teil gar nicht, zum

Teil nur gelegentlich über das Auftreten und die Verteilung der elastischen Elemente geäußert. Es ist deshalb um so verdienstvoller von Ksjunin (12), in neuerer Zeit an Hand eines größeren Materiales — er hat die Sinusbälge einer größeren Anzahl von Tieren, darunter auch von Rind, Ziege, Hund und Katze vermittels der Weigertschen und Unnaschen Elastinfärbung untersucht — zuerst eine zusammenfassende Beschreibung im eben angedeuteten Sinne gegeben zu haben.

Im folgenden sollen nun Ksjunins Resultate kurz wiedergegeben und mit den unsern, insofern sie abweichend sind, verglichen werden.

Mit den früheren Autoren konstatiert Ksjunin (12) zunächst in der äußeren Balglage zwischen den collagenen Bündeln und mit diesen verlaufend elastische Fasern. Diese Fasern, welche ungleichmäßig verteilt sind, bilden Netze. — Die Trabekeln des Balges enthalten relativ mehr elastische Fasern als die äußere Balglage; auch hier verlaufen diese in der Richtung der collagenen Bündel, um da, wo letztere zusammenfließen, eine stärkere Anhäufung zu bilden. — Etwas komplizierter gestalten sich die Verhältnisse an der inneren Balglage. Ksjunin drückt sich offenbar allgemein gültig aus (l. c. S. 136): »In dem peripherischen Abschnitte des inneren Teiles des Haarbalges trifft man die elastischen Fasern anscheinend nur in geringer Anzahl an; sie verlaufen im collagenen Gewebe bald circulär, bald durchdringen sie dasselbe von der Peripherie zum Centrum, indem sie von den Trabekeln des cavernösen Körpers aus dahin gelangen und ihre Richtung nach der inneren Grenzschicht des bindegewebigen Haarbalges, d. h. zu der sog. Glashaut nehmen.« In der Nähe der epithelialen Partie des Balges sind die elastischen Fasern stärker gehäuft und verlaufen nach Ksjunin in zwei Schichten, einer äußeren circulären und einer inneren längsgerichteten. Die diesbezügliche Beschreibung lautet (l. c. S. 139): »Unten, im Niveau der Haarpapille und ein wenig höher erscheint das circuläre faserige Netzgeflecht noch ziemlich undicht (Fig. 2), im Gebiete der Erweiterung der Haarwurzel ist es dichter (Fig. 3), auf der Strecke des kegelförmigen Körpers und im Niveau der Talgdrüsen stellt es sich als äußerst dicht und ausgedehnt dar (Fig. 4 u. 5). Das innere Geflecht und zugleich Netz besteht aus elastischen Fasern, welche der äußeren Oberfläche der Glashaut dicht anliegen und hauptsächlich parallel der Längsachse des Haares verlaufen; aus diesem Grunde erscheinen die elastischen Fäserchen des inneren Netzgeflechtes auf Querschnitten als Punkte, welche ziemlich gleichmäßig längs der äußeren Kontur der quer durchschnittenen Glashaut verteilt sind.« Circulär- und Längsfaserschicht stehen untereinander durch Anastomosen in Verbindung. Die Maschen des inneren Netzes sind längs, die der Circulärfaserschicht quer gerichtet. — Über das Vorkommen elastischer Fasern im Sinuskissen sagt Ksjunin (12) ferner (l. c. S. 143): »Unsre Präparate zeigen, daß der schildförmige Körper in Wirklichkeit nur aus collagenen Gewebe- und Zellelementen besteht, elastische Fasern jedoch in seinem Innern nicht anzutreffen sind; nur zuweilen kann man beobachten, daß sich einzelne elastische Fäserchen in den alleräußersten Abschnitten des schildförmigen Körpers und in dem kleinen Stiel befinden, mit dem der schildförmige Körper an dem inneren Teile des Haarbalges befestigt ist.«

Wenn wir nun auch Ksjunin im großen und ganzen nach unsern Beobachtungen, welche wir an Hand von zahlreichen Präparaten gemacht haben, beistimmen können, so ergeben sich doch verschiedene Abweichungen bzw. Ergänzungen, welche eine Beschreibung der Verhältnisse nicht unangezeigt erscheinen lassen.

Was zunächst einmal die äußere Balglage, die in ihren centralen Abschnitten zahlreiche circulär verlaufende elastische Fasern enthält, anbetrifft, so ist hier vor allem auf eine, den inneren Überzug derselben bildende dünne Zone elastischer Elemente aufmerksam zu machen. Diese Fasern, welche zum Teil in der Längsrichtung verlaufen, bilden dadurch, daß sie untereinander anastomosieren und mit andern mehr unregelmäßig verlaufenden Fasern verwoben sind, einen feinen Filz, wie sich an etwas schief verlaufenden Längsschnitten namentlich schöner sehen läßt (Taf. XVIII, Fig. 2 *C.Ffz*). Diese Zone bildet den Ausgangspunkt für die elastischen Fasern, welche in den Trabekeln verlaufen und daselbst, wie Ksjunin (12) sehr zutreffend bemerkt, relativ reicher und, was ohne weiteres ersichtlich ist, auch von stärkerem Kaliber sind (Taf. XVIII, Fig. 2 u. 3 *Tf*). Die elastischen Fasern der Trabekel streben nun der inneren Balglage zu, indem sich die einzelnen Bündel auffasern, zum Teil sich direkt in das Längsfasersystem, von dem wir gleich zu reden haben, fortsetzen, zum Teil im peripheren Abschnitt der inneren Balglage einen mehr circulären Verlauf nehmen.

Während also der Hauptanteil der inneren Balglage hauptsächlich von radiär, dann aber auch von circulär verlaufenden Fasern durchsetzt wird, finden wir in der centralen Partie nur eine unmittelbar unter der sog. Glashaut gelegene Längsfaserzone (Fig. 4 u. 6 *Lfz*). Wir vermissen die von Ksjunin erwähnte Circulärfaserschicht der inneren Balglage mit Ausnahme der Partie, die über den Talgdrüsen gelegen ist (Fig. 2 *Cf*). Wir stehen dadurch im Widerspruch zu Ksjunins, wie schon einmal hervorgehoben, allgemein gültig sein sollender Beschreibung, nicht aber zu seiner Abbildung Fig. 10, die den Verlauf der elastischen Fasern auf einem Längsschnitt durch einen Sinusbalg der Katze (Unnas Orceinfärbung) darstellt, nach welcher die meisten Trabekelfasern in die Längsfaserzone übergehen, bis hinauf zu den Talgdrüsen aber keine elastische Faser im Querschnitt gezeichnet, d. h. keine Circulärfaserschicht angedeutet ist. — Die Faserquerschnitte im Gebiet der Talgdrüsen in Ksjunins Abbildung stammen wohl von den die Talgdrüsen umspinnenden Fasern her. — Die Längsfaserzone besteht aus ziemlich parallel verlaufenden Fasern, welche ihrerseits wieder durch feinere Querfasern verbunden sind und ein Netzwerk mit länglichen und längsgerichteten Maschen bilden. Die Längsfaserzone, welche an gut gefärbten Schnitten sehr schön und deutlich konstatiert werden kann, setzt sich distal unter das Sinuskissen, in welches sie Fasern abgibt, fort, um sich dann da, wo die innere Balglage in die äußere übergeht, fontänenartig nach außen aufzuteilen (Fig. 2 *FF*). Ein Teil dieser Fasern begibt sich in den centralen Faserfilz der äußeren Balglage, bzw. in diese überhaupt, während ein andrer im sog. Dach des Balges seinen Verlauf nimmt. Es entsteht so unter der Zone der Talgdrüsen, die rosettenartig angeordnet sind, eine stärkere Lage radiär verlaufender, elastischer Fasern. In dieser Zone sehen wir auch Bündelchen quer getroffener Fasern (Fig. 2 *C.B*) — sie verlaufen offenbar circulär — zwischen den eben erwähnten Fasern dahinziehen. In dem Gebiet der Talgdrüsen verlaufen die Fasern so, daß sie sich in ähnlicher Weise, wie eben geschildert, in radiärer Richtung abzweigen, aber, zu Bündelchen zusammengedrängt (Fig. 6 *R.B*), die einzelnen Talgdrüsen voneinander trennen. Indem sich diese Bündelchen dann aufteilen, umspannen sie die einzelnen Alveolen und verlieren sich dann allmählich peripher. — Über den Talgdrüsen, im Gebiet des Balgtrichters, sehen wir nun auf Längsschnittbildern, direkt unter der epithelialen Auskleidung, die Fasern massenhaft quer getroffen (Fig. 2 *Cf*), d. h., wir haben hier eine ziemlich starke Schicht circulär verlaufender elastischer Fasern vor uns, was sich bei Betrachtung von Querschnittbildern dieser Zone auch als richtig erweist. Außer diesen circulär verlaufenden Fasern kommen hier auch radiär, aber mehr einzeln verlaufende Fasern vor; es sind dies solche, welche allgemein im Corium, der Epidermis benachbart, auf die Basalschicht des Epithels gerichtet verlaufen.

Was nun endlich das Sinuskissen anbetrifft, in welchem nach Ksjunin, wie bereits zitiert, elastische Fasern eigentlich nicht anzutreffen sind, können wir konstatieren, daß von der Längsfaserschicht stets Fasern in radiärer Richtung in das Kissen abgehen und sich dann dort verzweigen. Auch scheinen unregelmäßig verlaufende Fasern neben den genannten vorzukommen, denn auf Längsschnitt- bzw. Querschnittbildern sehen wir zahlreiche, bald quer, bald schief getroffene Fasern (Fig. 2 *F.d.S.k*). Soweit über die Anordnung der elastischen Fasern.

Um nun in der Beschreibung des die Carpalvibrissen tragenden Hautkomplexes fortzufahren, wäre nun zunächst etwas über die hier vorkommende Muskulatur zu sagen (Taf. XVIII, Fig. 1 *Mb*). Ist die Haut der Katze an und für sich reich an glatter Muskulatur, wie wir uns leicht an mikroskopischen Präparaten der meisten Hautpartien überzeugen können, so ist es geradezu verblüffend, welche Mengen dieser Muskelsorte in diesem Bezirk sich vorfinden. Eine Erklärung dafür finden wir wohl darin, daß, wie Bonnet (3) nachgewiesen hat, die Sinusbälge einen besonderen Bewegungsmechanismus haben. Bonnet beschreibt diesen komplizierten und zugleich interessanten Muskelapparat folgendermaßen (l. c. S. 375): »Die Muskulatur der Spürhaarbälge ist eine sehr bedeutende. Sie besteht aus quergestreiften Muskelbündeln, die sich auf folgende Weise mit den Bälgen in Verbindung setzen: Sie kommen als flache, die ganze Länge des Haarbalges umfassende Bänder von je zwei einander entgegengesetzten Seiten her, beugen sich nach aufwärts und umhüllen die Außenfläche des Balges. Sie können also die Follikel um ihre Längsachse drehen und nach der der Kreuzungsstelle entgegengesetzten Seite erheben. Oder sie setzen die Follikel dadurch miteinander in Verbindung, daß sie vom centralen Pol des einen zum peripheren des nächsten verlaufen. Heben bei ihrer Kontraktion sämtliche Follikel. Ferner findet man auch horizontal die Follikel umspinnende Muskelzüge.« Bonnet fand diesen Muskelfilz besonders stark entwickelt bei der Ratte, bei Katze, Hund und Schaf.

Nach unsern Befunden an den Sinusbälgen der Carpalvibrissen müssen wir gleich hervorheben, daß sie im Gegensatz zu denjenigen des Kopfes niemals quergestreifte, sondern stets glatte Muskulatur besitzen. Das erklärt sich wohl dadurch, daß hier die Hautmuskulatur, von welcher die quergestreiften Muskelzüge des Coriums, also auch die der Sinusbälge abgeleitet werden, fehlt. Was die Anordnung der Muskelbündel anbetrifft, hat Bonnet mit seiner Bemerkung über die Orientierung in diesem Wirrwarr von Quer-, Schief- und Längsschnitten der Muskelbündel nur zu recht, wenn er sagt, daß eine solche sehr schwer sei. Immerhin kann man sich nach längerem Studium von Schnittserien und Kombinationen, namentlich an van Gieson-Präparaten zurechtfinden. Wir können uns Bonnets Einteilung in der Hauptsache anschließen, nur möchten wir die Zahl der Bündelsysteme um eins vermehren, da wir auch Züge beobachtet haben, welche an der Wand des proximalen Poles des Balges ihren Ursprung nehmen, um nach schiefem Verlauf an der Epidermis zu endigen; in ihrem Verlauf einigermaßen an die Arrectores pili erinnernd, deren Vorkommen bei den Sinusbälgen sonst allgemein in Abrede gestellt wird. — In den tiefen Schichten, da, wo die Lamellenkörperchen gelegen sind, finden wir die Muskelzüge mehr in horizontaler Richtung, gegeneinander winkelig verlaufend, eingelagert.

Um das Bild des beschriebenen Hautkomplexes noch zu vervollständigen, sei erwähnt, daß wir zwischen die Sinusbälge eingeschoben und um dieselben gelagert, die zu Gruppen angeordneten Haarbündel antreffen; die Vibrissen ragen mitten aus der Körperbehaarung hervor. Erwähnenswert ist das Vorkommen vereinzelter kurzer, wenig geschlängelter Schweißdrüsen an dieser Stelle, die ja bei der Katze nach den meisten Autoren nur an gewissen Stellen zu finden sein sollen, während sie STOSS (20) an fast allen Hauptpartien nachwies.

Die Epidermis des eben beschriebenen Hautkomplexes ist, wie das bei der Katze mehr oder weniger allgemein der Fall zu sein scheint, sehr dünn; denn sie besteht hier nur aus dem Stratum cylindricum, je aus ein bis zwei Schichten des Stratum spinosum und granulosum und einem zwei- bis dreischichtigen, sich in längeren Streifen abhebenden Stratum corneum. Ein Stratum lucidum kommt nicht vor; ebenso ist ein Papillarkörper sozusagen nicht vorhanden. Es ist die Epidermis nach dem von ZANDER (24) für den Menschen aufgestellten Typus B gebaut.

Was nun die Frage nach der biologischen Bedeutung des eben beschriebenen wohl ausgerüsteten Sinnesapparates betrifft, so ist es nicht leicht, eine Antwort darauf zu geben; immerhin läßt das Vorkommen bei fast allen Säugergruppen darauf schließen, daß je nach dem Grade der Vollkommenheit dieser Apparat eine mehr oder weniger wichtige Rolle in der Biologie der betreffenden Species spielt bzw. doch bei deren Vorfahren gespielt hat. BEDDARD (2) sagt darüber (l. c. S. 127): »Daß diese Gebilde von einigem Nutzen für ihre Träger sein müssen, scheint auf der Hand zu liegen und doch ist dies nicht leicht zu erweisen. Ich habe verschiedene Tiere beobachtet und kann nicht einsehen, daß sie irgendwelchen Gebrauch von den Haarbüscheln machten, um Gegenstände zu berühren, mit Ausnahme des Waschbären (*Procyon lutor*), der, wie mir schien, seine Nahrung ziemlich näher am Handgelenk hält als es bei den übrigen Tieren üblich ist.«

Entgegen dem eben erwähnten dürfen wir vielleicht den Einwand machen, daß gewisse Vertreter der mit Carpalvibrissen ausgestatteten Säugergruppen, vorab die Feliden, ihre Beute bzw. Nahrung in der Ruhe so fest halten, daß sie, auf dem Boden liegend, dieselbe gleichsam zwischen den distalen Partien des Unterarmes bzw. den beiden Carpalgelenken einklemmen und nach vorn mit den gebeugten Pfoten umklammern. So ist es wohl möglich, daß die Carpalvibrissen zur Orientierung über Lageveränderungen der betreffenden Gegenstände dienen. Vielleicht sind die Vibrissen ihren Trägern auch beim Schleichen und Klettern dienlich. Der Umstand, daß wir die Vibrissen vornehmlich bei Tieren, welche ihre Vorderextremitäten außer zum Schreiten auch zum Greifen und Klettern brauchen, finden, während sie der gesamten Ungulatengruppe, also ausgesprochenen Schreittieren, fehlen, weist zweifelsohne auf die eben angegebene biologische Bedeutung hin. Unerklärlich sind allerdings jene Fälle, in welchen die einen Species einer Gattung, bzw. die einen Indivividuen einer Species der Carpalvibrissen entbehren, während sie die andern besitzen. (So sollen nach BEDDARD [2] z. B. innerhalb der Gattung *Felis* dem Tiger die Carpalvibrissen fehlen.) Was den Mangel der Carpalvibrissen bei den eigentlichen Affen anbetrifft, so läßt sich dies vielleicht dadurch erklären, daß diese zum Festhalten von Dingen nur ihre wohlentwickelten, mit einer breiten Vola und richtigen Fingern, den Trägern feinsten Tastsinnes, ausgestatteten Hände benutzen.

Zum Schlusse sei erwähnt, daß auch wir trotz eifrigen Nachforschens in Übereinstimmung mit BEDDARD beim Hunde niemals Carpalvibrissen gefunden haben.

Zusammenfassung.

1) Die Katze besitzt etwa $2^1/_2$ cm über dem Carpalballen und etwas medial von diesem drei bis sechs aus einem warzenartigen Höckerchen hervorragende Spürhaare; Carpal-Vibrissae BEDDARDS.

2) Diese Haare sitzen in den dem Fleischfresser charakteristischen Sinusbälgen mit Ringsinus.

3) Der die Haare tragende Hautkomplex, bzw. die Sinusbälge, werden innerviert von einem relativ starken Ästchen des Nerv. ulnaris.

4) In der beschriebenen Hautpartie kommen unter den Sinusbälgen gelegen stets sog. Lamellenkörperchen (PACINIsche) vor, deren Anzahl in einem gewissen Verhältnis zu derjenigen der Bälge zu stehen scheint.

5) Der beschriebene Hautkomplex ist von zahlreichen Zügen glatter

Muskulatur durchsetzt, die größtenteils dem Muskelapparat der Sinusbälge angehören. Außer den von Bonnet beschriebenen Muskelzügen kommen hier auch solche vor, welche in ihrem Verlauf an die Arrectores pili der gewöhnlichen Deckhaare erinnern.

6) In dem die Carpalvibrissen tragenden Hautbezirk kommen vereinzelte kurze, wenig geschlängelte Schweißdrüsen vor.

7) Die Epidermis ist sehr dünn; ohne Papillarkörper. Sie ist nach dem Typus B Zanders gebaut.

8) Die Sinushaare in Verbindung mit den Lamellenkörperchen bilden einen wohlentwickelten Sinnesapparat (Tastapparat), dessen biologische Bedeutung wohl darin bestehen dürfte, daß er beim Festhalten von Gegenständen, eventuell beim Klettern und Schleichen zur Orientierung dient.

Bezüglich des Aufbaues der Balgwandung sei hervorgehoben:

9) Mit Bonnet möchten wir betonen, daß die innere Balglage, entgegen den meisten Angaben, nur im distalen Teil aus circulär angeordneten Bindegewebsfasern besteht, während sie in der übrigen Partie einen mehr längsgerichteten Verlauf nehmen.

10) Auch im Ringsinus kommen meist, direkt unter dem Dache des Balges gelegen, Trabekel vor.

11) In der äußeren Balglage findet sich außer den central etwas häufiger auftretenden circulären und longitudinalen Fasern, als Abschluß gegen das Lumen des Balges ein Faserfilz vor, der aus längsverlaufenden, untereinander anastomosierenden und mehr unregelmäßig verlaufenden Fasern besteht.

12) Von dieser Zone nehmen die zu Bündeln verflochtenen stärkeren elastischen Fasern der Trabekel ihren Ursprung.

13) In der inneren Balglage kommt außer radiär und circulär verlaufenden Fasern im centralen Teil im allgemeinen nur eine geschlossene Längsfaserzone vor. Die von Ksjunin beschriebene circuläre Faserzone ist nur über den Talgdrüsen zu konstatieren.

14) Im Gebiet der Talgdrüsen verlaufen die elastischen Fasern so, daß sie zu Bündeln angeordnet zwischen den einzelnen Drüsen in peripherer Richtung ziehen, sich allmählich aufzweigend, bzw. zwischen die einzelnen Alveolen tretend und diese umspinnend.

Stuttgart, August 1908.

Literaturverzeichnis.

1. S. Arloing, Contribution à l'étude de l'organisation du pied chez le cheval. Annales des Sciences nat. Sér. 5. Tome VIII. 1867.
2. F. E. Beddard, Observations upon the Carpal Vibrissae in Mammals. Proc. Zoologic. Soc. London. Vol. I. 1902.
3. Bonnet, Studien über die Innervation der Haarbälge der Haustiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IV. 1878.
4. E. Botezat, Die Nervenendigungen an den Tasthaaren der Säugetiere. Archiv f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsg. Bd. L. 1897.
5. G. Brandes, Über Vorkommen, Lebensweise u. anatom. Bau des Bibers. Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Dresden 1907. 2. T. 1. Hälfte.
6. M. Dietl, Untersuchungen über Tasthaare. Sitzgsber. d. k. k. Akademie der Wissensch. Bd. LXIV. 1871. Bd. LXVI. 1872. Bd. LXVIII. 1875.
7. Ellenberger u. Günther, Grundriß der vergl. Histologie der Haustiere. 1908.
8. Ewart, Über einen Bastard zwischen einem Przewalski-Perde und einem Hochlandpony. Referat in Sport im Bild. 1908. Nr. 10.
9. C. Gegenbaur, Untersuchungen über die Tasthaare einiger Säugetiere. Diese Zeitschr. Bd. III. 1851.
10. Goldbeck, Über die Bedeutung d. Hornwarzen beim Pferde. Deutsche Tierärztl. Wochenschr. 1902.
11. P. Ksjunin, Zur Frage über die Nervenendigungen in den Tast- oder Sinushaaren. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. LIV. 1899.
12. — Über das elastische Gewebe des Haarbalgs der Sinushaare nebst Bemerkungen über die Blutgefäße der Haarpapille. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. LVII. 1901.
13. A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. I. 1889.
14. F. Leydig, Über die äußeren Bedeckungen der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859.
15. P. Martin, Beitrag zur Entwicklung der Sinushaare unserer Haussäugetiere. Deutsche Zeitschr. f. Tiermed. u. vergl. Path. Bd. X. 1884.
16. — Lehrbuch der Anatom. d. Haust. Bd. I. 1902.
17. W. Odenius, Beitrag zur Kenntnis d. anatom. Baues d. Tasthaare. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. II. 1866.
18. R. Reinhardt, Über Pleiodactylie beim Pferde. Anat. Hefte. Bd. XXXVI. 1908.
19. J. Renaut, Traité d'Histologie pratique. Tome II. Fasc. I. 1897.
20. A. Stoss, Die äußere Bedeckung in: Ellenbergers Handbuch d. vergl. mikrosk. Anat. d. Haust. Bd. I. 1906.
21. B. Sutton, On the Arm-Gland of the Lemurs. Proc. Zoologic. Soc. London 1887.

22. W. Szymonowicz, Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in Hautgebilden. Die Nervenendigungen in den Tasthaaren. Archiv. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. XLV. 1895.

23. M. Weber, Die Säugetiere. 1904.

24. R. Zander, Untersuchungen über den Verhornungsprozeß. Der Bau der menschl. Epidermis. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsg. 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Schnitt durch den die Carpalvibrissen tragenden Hautkomplex. Vergr. Leitz, Oc. 3. Microluminar 35 mm. *Tgd*, Talgdrüsen; *Bs*, Blutsinus; *Rs*, Ringsinus; *Sk*, Sinuskissen; *Mb*, Muskelbündel; *PK*, Pacinische Körperchen; *N*, Nerven; *Hb*, Haarbälge.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen Sinusbalg. Es sind nur die elastischen Fasern (Weigertsche Elastinfärbung) im Detail dargestellt. Vergr. Leitz, Oc. 1. Objekt. 3. *Cf*, circuläre Fasern; *Cb*, circuläre Bündel; *C.Ffz*, centraler Faserfilz; *Lfz*, Längsfaserzone; *RFd.iBl*, radiäre Fasern der inneren Balglage; *F.F*, fontänenartig verlaufende Fasern; *Tf*, Fasern der Trabekel; *F.d. S.k*, Fasern des Sinuskissens.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Sinusbalg im Gebiet des Trabekelsystems. Auch hier sind nur die elastischen Fasern im Detail dargestellt. Vergr. Leitz, Oc. 3. Objekt. 3. *Lfz*, Längsfaserzone; *Tf*, Trabekelfasern; *C.Ffz*, centraler Faserfilz.

Fig. 4. Querschnitt durch den Sinusbalg im Gebiete der Talgdrüsen. Hier sind ebenfalls nur die elastischen Fasern detailliert wiedergegeben. Vergr. Leitz, Oc. 3. Objekt. 3. *R.B*, Radiär verlaufende Bündel; *UF*, Fasern, welche die einzelnen Alveolen umfassen; *Tg.d*, Talgdrüsen.

Die Figuren 3, 4, 5 und 6 wurden vermittels des Edingerschen Zeichnungsapparates angefertigt.

Für die Anfertigung der Figuren 1 und 2 spreche ich an dieser Stelle Herrn Tiermaler A. Kull meinen herzlichsten Dank aus.

Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala.

Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen.

Zweiter Teil.

Von

Dr. Richard Goldschmidt,
Privatdozent an der Universität München.

Mit 21 Figuren im Text und 3 Texttafeln.

Inhalt.

Seite
Einleitung 306
I. Wahl des Objekts 308
II. Das Verfahren der Rekonstruktion und wie die Texttafeln 1—3 zu lesen sind 311
III. Allgemeine Charakteristik des Nervenringes 317
IV. Einzelbetrachtung des Faserverlaufes 321
  a. Die Art der Verbindungen zwischen einzelnen Komponenten des Nervenringes 322
  b. Bestimmung der Zelltypen 328
  c. Weitere Tatsachen in ihrer Beziehung zu den Problemen 339
    1. Das Kontinuitätsproblem 340
    2. Das Neuronenproblem 345
    3. Der Reflexbogen 351
V. Vergleichend Morphologisches 353
Literaturverzeichnis 356

Im ersten Teil vorliegender Untersuchung (Goldschmidt 1908) wurden die sämtlichen Komponenten des Centralnervensystems von *Ascaris*, Ganglienzellen und Nervenfasern, soweit sie außerhalb der Centralcommissur, des Schlundringes, lagen, einzeln beschrieben und abgebildet. Um das Bild der mikroskopischen Anatomie des Organs zu vollenden, fehlte nur die Darstellung des Inhaltes dieses centralen Teiles des Nervensystems, in den alle Ganglienzellen ihre Fortsätze senden, in den alle sensiblen Nervenfasern eintreten und aus dem die motorischen austreten. Wie bei dem Nervensystem von Tieren mit geschlossenen Ganglien, wie Gliederwürmer und Arthropoden, der Schlüssel zum Verständnis des Organs in der centralen Fasermasse verborgen liegt, so hier im Nervenring, der funktionell jenem Ganglienteil einschließlich den Hauptcommissuren, wie Schlundring und Connective, andrer Wirbellosen entspricht. Dort besteht die Schwierigkeit vor allem darin, in dem dichten Filzwerk feiner und feinster Fäserchen die zusammengehörigen Systeme von den andern zu isolieren. Sie wird in bewundernswerter Weise durch die bekannten Eigenschaften der Methylenblaumethoden überwunden. Hier bei *Ascaris*, wo im Verhältnis zur centralen Fasermasse eines Blutegels etwa die Verästelung einer Nervenfaser im Ring eine relativ geringe ist, erwachsen die Schwierigkeiten von andrer Seite. Einmal ist es ziemlich schwer, den Inhalt des Nervenringes in einwandfreier Weise zu konservieren, da, wie schon zum Schluß des ersten Teiles ausgeführt wurde, eine den Ring umgebende Scheide den Zutritt der Fixierungsflüssigkeit erschwert. Ein zweiter Punkt ist das ungünstige Verhalten der Nematoden gegenüber der Methylenblaumethode. Einem Neurologen wie Retzius war es nicht gelungen, Erfolge bei dieser Wurmgruppe zu erzielen, und mir ging es nicht besser. Glücklicher war neuerdings Deineka (1908), dem es durch mühsame Versuche gelang, auch bei *Ascaris* eine Methylenblautinktion zu erzielen, die sich aber so wenig auf das Nervensystem beschränkte, daß der Autor, wie ich im Nachtrag zum ersten Teil dieser Arbeit hervorhob, in zahllose schwerwiegende Irrtümer verfiel[1]. Am Inhalt des Nervenringes scheinen seine Tinktionen aber auch gescheitert zu sein, da davon weder eine Beschreibung noch Abbildungen gegeben wurden. Aber auch wenn besonderen Bemühungen und technischem Geschick dies gelingen sollte, so wäre, glaube ich, doch nicht viel erreicht. Denn die Art der Anordnung der Nerven im Ring läßt es meiner Ansicht nach aussichtslos erscheinen, im Totalpräparat ihre Beziehungen aufzuklären. Sämtliche Fasern haben nämlich einen annähernd parallelen

---

[1] Anm. bei der Korrekt. In der Zwischenzeit hat Prof. Dogiel für seinen Schüler Deineka auf meine Kritik geantwortet (diese Zeitschr. Bd. XCI). Ich brauche darauf nicht weiter einzugehen, da seine Gegenargumente bloß in Schimpfen bestehen. Ich werde aber in nicht zu ferner Zeit öffentlich zeigen, daß meine Kritik der Deinekaschen Untersuchungsergebnisse noch viel zu mild war.

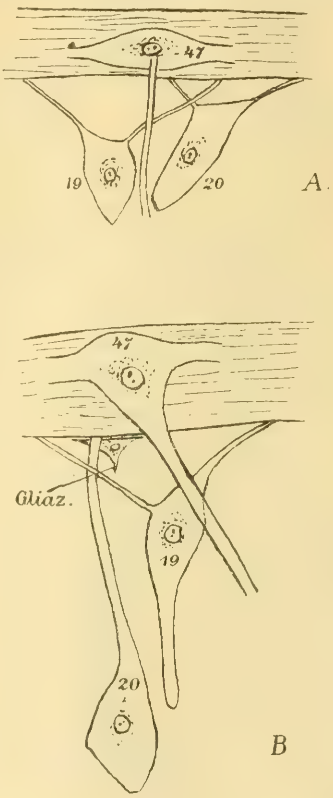
Verlauf und sind so dicht miteinander zu einem Bündel verpackt, daß ein Verfolg mehrerer gleichzeitig imprägnierter Äste kaum denkbar erscheint.

Diesen Schwierigkeiten steht nun ein Vorzug gegenüber: die relativ geringe Zahl der Elemente, ihr bedeutendes Volumen und ihre Eigenheit, daß zahlreiche Verbindungen durch starke Nervenstämme bewirkt werden und nicht, wie sonst, durch feinste Endfäserchen. Dies, zusammengenommen mit dem vorwiegend parallelen Verlauf der Fasern, weist auf die Methode hin, die ein Eindringen in den Gegenstand erlaubt, die mühsame Methode der Rekonstruktion. Damit ist allerdings ein wenig Verzicht auf Erreichung meines ursprünglichen Zieles gegeben: das Nervensystem in seinen sämtlichen Komponenten zu erforschen. Denn um auf diese Weise sämtliche Verbindungen festzulegen, bedürfte es bereits bei diesem einfachsten Nervensystem mehr als der Arbeit eines Lebens. Daß aber auch das Erreichte, ohne den Anspruch auf absolute Vollständigkeit machen zu können, genügt, um einen weitgehenden Einblick in die Geheimnisse der letzten Zusammenhänge der Nervenelemente zu geben, soll das Folgende lehren.

I. Wahl des Objekts.

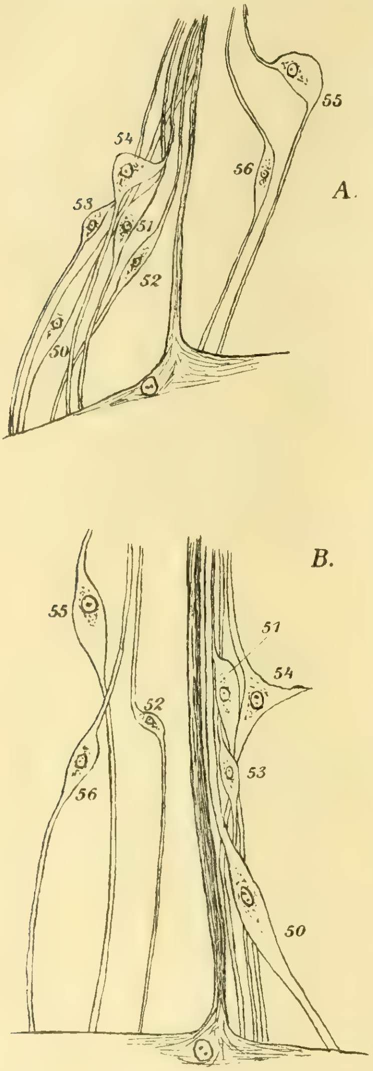
Im ersten Teil dieser Arbeit lehnte sich die Schilderung hauptsächlich an die Verhältnisse bei *Ascaris lumbricoides* an. Es wäre deshalb wünschenswert, wenn auch dieser zweite Teil sich vorwiegend auf das gleiche Objekt bezöge. Die Versuche, dies durchzuführen, tragen vor allem Schuld daran, daß die Veröffentlichung des zweiten Teiles so lange erst nach dem ersten folgt. Denn trotz aller Bemühungen gelang es mir nicht, bei *Ascaris lumbricoides* so einwandfreie Fixierungen des Inhaltes des Nervenringes zu erzielen, daß eine Rekonstruktion mit Aussicht auf Erfolg begonnen werden konnte. Denn sie ist nur mit Sicherheit auszuführen, wenn der Inhalt des Ringes so wenig geschrumpft ist, daß zwischen den einzelnen Nervenfasern sich kein Schrumpfraum befindet und der Querschnitt ein ganz regelmäßiges Mosaikbild zeigt. Viel leichter läßt sich das bei *Ascaris megalocephala* erzielen, die noch obendrein den Vorzug der viel größeren Elemente besitzt, und so benutzte ich mit Erfolg die Köpfe möglichst großer Exemplare dieser Art.

Es lehnt sich somit die Schilderung dieses zweiten Teiles an eine andre Art an als die des ersten, und das bedarf noch einer kurzen Rechtfertigung. Schon im ersten Teil wies ich darauf hin, daß irgend ein wesentlicher Unterschied im feineren Bau des Nervensystems beider Arten nicht bestehe. Da ich hier die eine Art für die andre substituiere, möchte ich es noch ein wenig belegen. Es gibt in der Tat im Centralnervensystem von *Ascaris megalocephala* keine Zelle mehr oder weniger als in dem der kleineren Art: jede Zelle der einen Art findet sich genau in der gleichen Lage und relativen Größe auch bei der andern Art vor. Wenn Unterschiede bestehen, so sind sie höchstens darin zu finden, daß die Form der Zellen nicht ganz genau übereinstimmt, besonders derart, daß zierlich geformte Zellen von *lumbricoides* bei *megalocephala* plumper erscheinen. Für unsre Zwecke ist das natürlich gleichgültig. Zur Illustration mögen zwei beliebig gewählte Beispiele dienen. In Textfig. 1 ist das Ganglion cephalicum dorsale mit seinen drei Zellen 19, 20, 47 von den beiden Arten abgebildet, und zwar *A* von *Ascaris lumbricoides* und *B* von *Ascaris megalocephala.* Der einzige wahrnehmbare Unterschied ist der, daß Zelle 20 bei *lumbricoides* zwei Fortsätze hat, ebenso wie 19 (amphoroider Typus), bei *megalocephala* dagegen nur einen. Hier spaltet er sich, wie wir sehen werden, eben erst etwas später innerhalb des Ringes. Auch ein Formunterschied ist wahrzunehmen, indem Zelle 19 nach hinten in einen langen Zipfel ausgezogen erscheint, so daß ein oberflächlicher Untersucher leicht glauben könnte, sie schicke einen Nervenfortsatz nach hinten. Ein solcher Zipfel kommt aber auch gelegentlich bei *lumbricoides* vor, wenn auch nicht ganz so stark ausgebildet. Die völlige Identität der drei Zellen des Ganglions unterliegt keinem Zweifel. Und das Entsprechende gilt für das andre in Textfig. 2 abgebildete Beispiel des Ganglion nervi papillaris subventralis, wie ohne weiteres ein Blick auf die Figur lehrt. *A* bezieht sich wieder auf *lumbricoides*, *B* auf *megalocephala.* Es sind zwei spiegel-



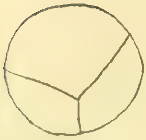
Textfig. 1.

bildlich gleiche Ganglien abgebildet; ein Unterschied besteht nur darin, daß Zelle 52 bei *megalocephala* mehr nach 56 hin verschoben ist; man beachte, daß bei *megalocephala* der Kern der Zelle 55 genau die gleiche exzentrische Lage hat wie bei *lumbricoides*. Eine wirkliche, wenn auch unwesentliche Differenz im Verhalten der beiden Arten konnte ich nur an zwei Punkten feststellen. Die eine ist die eben erwähnte Unipolarität der Zelle 20; die andre bezieht sich auf die Commissura ventrodorsalis I. Bei *Ascaris lumbricoides* wird sie, wie im ersten Teil S. 124 beschrieben, von einer einzigen dicken Faser gebildet (Teil 1, Taf. IV rot), die auf diese Weise vom Bauch- zum Rückennerv gelangt und im Vorbeiziehen einen Seitenast in den Nervenring gibt (Teil 1, S. 125, Textfig. *Q*). Diese dort einheitliche Faser besteht bei *megalocephala* aus drei einzelnen, aber dicht zusammengepreßten Fasern, wie ihr Querschnitt, Textfig. 3, zeigt, von denen dann auch nur eine den Ast zum Ring liefert.



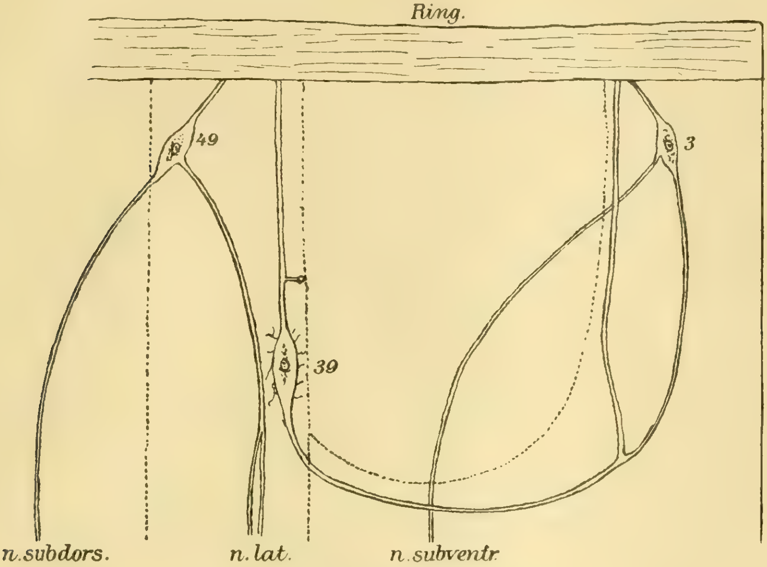
Textfig. 2.

An dieser Stelle sei gleich ein Fehler richtig gestellt, der mir bei Abfassung des ersten Teiles unterlief. Es wurden dort die Zellen 3 des Ganglion ventrale und die beiden Zellen 49 im Ursprung der Nervi subdorsales als bipolare Ganglienzellen beschrieben. Es hat sich inzwischen durch die genaue Rekonstruktion der betreffenden Region herausgestellt, daß diese vier Zellen einander homolog sind und eine jede tripolar. Zelle 3 besitzt außer den beiden beschriebenen Fortsätzen einen dritten,



Textfig. 3.

der nach hinten sich in die eine der vier Fasern des N. subventralis fortsetzt. Es hat somit dieser Nerv ebenso wie sein dorsaler Partner eine Faser, die aus einer Ganglienzelle kommt, und es kommen nicht, wie irrtümlich angegeben wurde, hier alle vier Fasern direkt aus dem Ring. Umgekehrt hat die lateral liegende Zelle 49, deren peripherischer Fortsatz, wie richtig beschrieben wurde, in den N. subdorsalis tritt, noch einen dritten nach hinten verlaufenden Fortsatz, der nichts andres ist als die eine Nervenfaser des N. lateralis, von der fälschlich angegeben wurde, daß sie direkt aus dem Nervenring entspringe. Die Skizze Textfig. 4 erläutert dies hiermit richtiggestellte Verhalten.

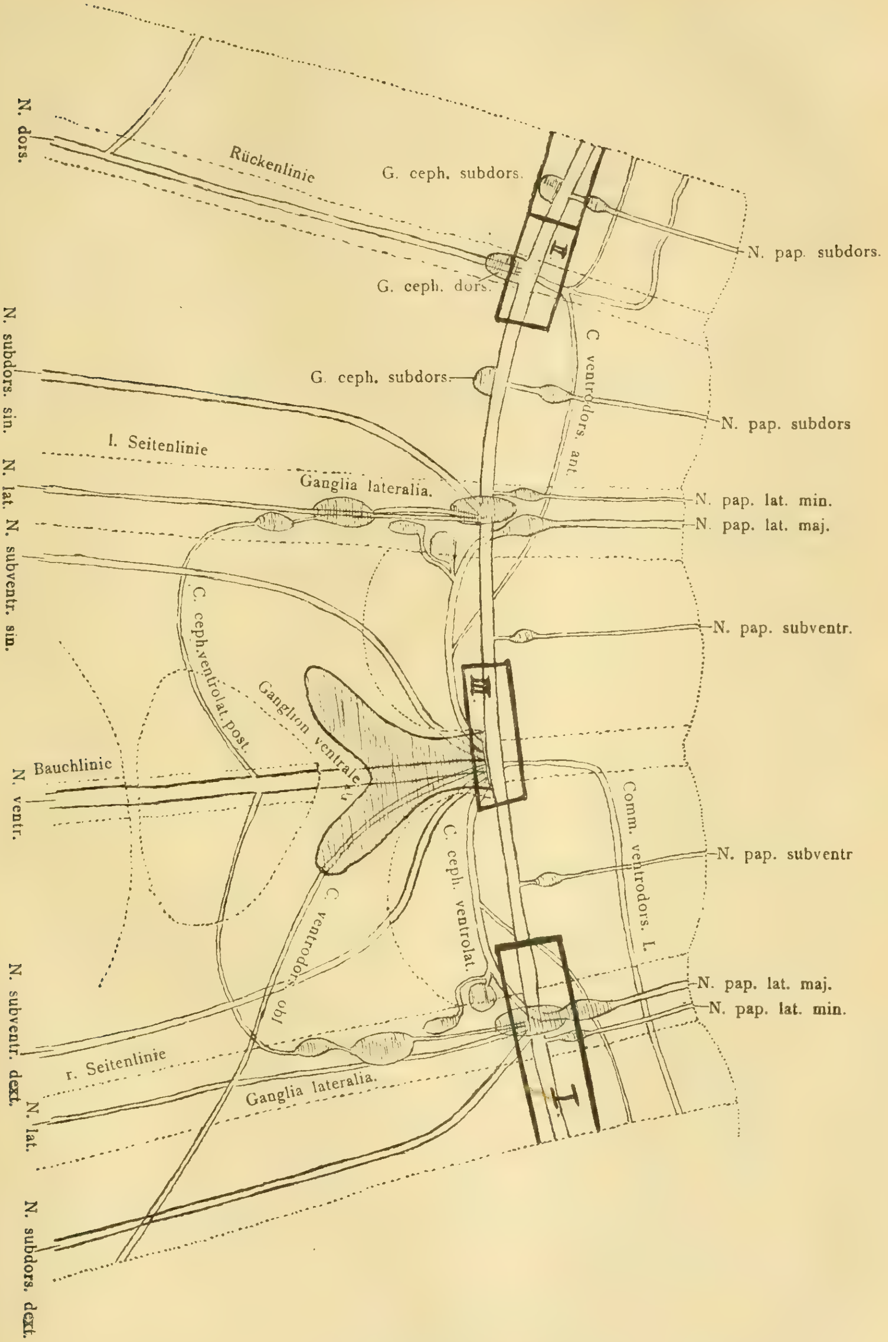


Textfig. 4.

II. Das Verfahren der Rekonstruktion und wie die Texttafeln 1—3 zu lesen sind.

Wie sich aus dem vorwiegend parallelen Verlauf der Nervenfasern im Ring ergibt, ist eine Rekonstruktion nur möglich aus Querschnittserien. Es boten sich dazu zwei Wege. Der bessere wäre der gewesen, den ganzen Ring an einer Stelle aufzuschneiden, zu einem Band auszubreiten und dann in eine Serie zu zerlegen. Wiewohl dies technisch ausführbar ist, habe ich den in bezug auf die Erreichung von Vollständigkeit nachteiligeren Weg gewählt, das ganze Vorderende des Wurmes zu schneiden. Abgesehen davon, daß durch Vermeidung jedes Eingriffes die Intaktheit des Objektes möglichst gewahrt bleibt, bietet dieser Weg den Vorzug, eine geeignete Orientierung eher zu ermöglichen. Die in den Nervenring eintretenden und aus ihm austretenden Fasern verlaufen ja vorwiegend von vorn nach hinten. Schneidet man den Ring nun genau quer, so werden alle diese Fasern längs getroffen. An Stellen aber, an denen mehrere gleichzeitig eintreten, ist es dann gänzlich unmöglich, die einzelnen zu sondern und im Ring zu verfolgen. Außerdem ist es dann entsprechend schwierig, festzustellen, zu welcher Ganglienzelle die einzelnen Fasern gehören. Um diesen beiden Schwierigkeiten zu begegnen, ist es notwendig, ein ganz klein wenig schräg zu schneiden, so daß die ein- und austretenden Fasern auch schräg durchschnitten und dadurch leichter verfolgbar sind.

Das Verwenden von Serien durch ganze Köpfe zur Rekonstruktion hat nun einen nicht zu kompensierenden Nachteil, nämlich, daß nur die annähernd durch die Medianebene geführten Schnitte den Ring genügend quer treffen, somit aus einer Serie nur ein Stück des Ringes rekonstruiert werden kann. Selbst wenn man dann durch entsprechende Orientierung nacheinander sämtliche Abschnitte des Ringes rekonstruiert, ist es unmöglich, die Stücke richtig aneinander zu setzen, da ja nur einige durch ihre Struktur ausgezeichnete Fasern dann mit Sicherheit aufeinander bezogen werden können, die große Mehrzahl aber nicht. Ich habe deshalb von Anfang an auf diese unendlich mühsame Arbeit verzichtet und nur so viel vom Ring rekonstruiert, daß alle wichtigen Stellen einmal vorhanden sind. Also wurde von den in bezug auf Zellen und Nervenabgang genau symmetrischen rechten und linken Lateralteilen des Ringes nur der rechte rekonstruiert, ebenso von den symmetrischen subdorsalen Teilen nur der rechte, ferner der in der Medianebene liegende dorsale und ventrale Teil. Es war für diese Auswahl auch maßgebend, daß, nachdem einmal aus den oben dargelegten Gründen auf die absolute Vollständigkeit verzichtet wurde, das Prinzipielle auch bereits aus diesen Teilen vollständig hervorgehen müsse. Aus Textfig. 5 ist die Lage der in Texttafeln 1—3 reproduzierten, verschieden umfangreichen Rekonstruktionen zu ersehen. Die Figur stellt den subdorsal aufgeschnittenen und ausgebreiteten Hautmuskelschlauch dar, entsprechend der Fig. 13, Taf. III des ersten Teiles. Die Lage der Ganglien ist schematisch eingetragen (schraffiert) und die


N. dors.
Rückenlinie
G. ceph. subdors.
N. pap. subdors.
I
G. ceph. dors.
N. subdors. sin.
C. ventrodors. ant.
G. ceph. subdors.
N. pap. subdors
l. Seitenlinie
N. lat.
Ganglia lateralia.
N. pap. lat. min.
N. pap. lat. maj.
N. subventr. sin.
N. pap. subventr.
C. ceph.ventrolat. post.
Ganglion ventrale
II
Bauchlinie
N. ventr.
Comm. ventrodors. I.
N. pap. subventr
C. ceph. ventrolat.
C. ventrodors. obl
N. pap. lat. maj.
N. pap. lat. min.
N. subventr. dext.
r. Seitenlinie
Ganglia lateralia.
I
N. lat.
N. subdors. dext.

Textfig. 5.

rekonstruierten Teile des Nervenringes eingerahmt und bezeichnet. Man ersieht daraus, daß Rekonstruktion I (Texttafel 1) ventral rechts vom Eintritt der Nervenfasern aus dem Gangl. n. papill. subventr. beginnt, die ganze Region der Seitenlinie umfaßt und dorsal noch die Region des Gangl. n. papill. subdors. dext. und Gangl. cephal. subdors. dext. einschließt und somit den Eintritt des N. papill. lat. minor, N. subdors. dext. und N. papill. subdors. dext. Die Rekonstruktion II (Texttafel 2) schließt hier direkt an, so daß wir viele Nervenfasern von 1 aus werden verfolgen können, und umgreift die Region des Gangl. cephal. dorsale. Rekonstruktion III (Texttafel 3) endlich enthält die Region des Gangl. cephal. ventrale mit dem Eintritt des Bauchnerven, der großen ventrolateralen Kopfcommissur und der Subventralnerven.

Für die Ausführung der Rekonstruktion gab es keine andre Möglichkeit als die der graphischen Rekonstruktion. Denn da ja alle Fasern dicht verpackt liegen, wäre an einem körperlichen Modell gar nichts zu sehen. Es mußte deshalb so vorgegangen werden, daß alle Nervenfasern auseinander gelegt und in einer Ebene ausgebreitet vorgestellt wurden. Das Verfahren war also folgendes. Sämtliche Schnitte wurden mit dem Zeichenapparat bei Zeiss 2 mm Imm., Komp.-Oc. 6 mit einer 1030fachen Vergrößerung gezeichnet, die einzelnen Nervenfasern bezeichnet und durch sorgfältigen Vergleich der aufeinander folgenden Schnitte jeweils identifiziert. Bei der gewählten Vergrößerung und einer Schnittdicke von 5 μ ergibt sich also, daß in der Rekonstruktion für jede Nervenfaser pro Schnitt 5,15 mm, rund $^1/_2$ cm, eingetragen werden mußten. Da dies aber zu wenig gewesen wäre, um eine Verwirrung zu vermeiden, so wurde es verdoppelt und 1 cm genommen. Es wurde also für jede Nervenfaser, die im ersten Schnitt vorhanden war, auf Millimeterpapier 1 cm auf der Abszisse abgetragen in Form eines Bandes, dessen Breite dem ungefähren Durchmesser der betreffenden Faser gleich kam. Da es gänzlich ausgeschlossen ist, die gegenseitigen dreidimensionalen Lagebeziehungen der Fasern in zwei Dimensionen zum Ausdruck zu bringen, so wurden sie in beliebiger Reihenfolge eingetragen und einfach, wenn sie im Ring weiterliefen pro Schnitt 1 cm parallel weiter geführt. Traten dann in einem Schnitt Verbindungen zwischen zwei Fasern ein, so wurden sie in der zu dem betreffenden Schnitt gehörigen Ordinate eingetragen. selbstverständlich ohne Rücksicht auf ihre wirklichen Längenmaße. Ebenso werden aus- oder eintretende Fasern in der betreffenden Ordinate bis dahin geführt, wo sie Verbindungen eingehen, unabhängig davon, ob sie in Wirklichkeit auch quer den Ring durchsetzen oder nicht. Von vornherein wurde zum Prinzip genommen, nur das einzutragen, was mit Sicherheit festzustellen ist. Konnte ich eine Faser im folgenden Schnitt nicht mehr zuverlässig identifizieren, so wurde sie abgebrochen. Fasern, deren Querschnitt unter ein gewisses Maß ging, wurden gar nicht berücksichtigt, da ein sicheres Verfolgen ausgeschlossen schien. Wie das Verhältnis der verfolgten zu den nicht verfolgten Fasern sich in den einzelnen Rekonstruktionen gestaltet, zeigen die Textfig. 6—9, in denen nur die rekonstruierten Fasern eine Nummer tragen.

Aus diesem Vorgehen folgt ferner, daß es ganz irrelevant ist, ob in der Rekonstruktion eine Faser über oder unter der andern verläuft. Da die wirklichen Lagebeziehungen im Flächenbild nicht wiederzugeben sind, so wurde in diesem Punkt nur auf die größere Klarheit des Bildes Rücksicht genommen.

Was den Umfang der einzelnen Fasern betrifft, so mußte da ein wenig schematisiert werden. Die einzelne Faser zeigt in Wirklichkeit stets die Eigentümlichkeit, daß sie bald anschwillt, bald im Durchmesser abnimmt, bald ovalen, bandförmigen, polygonalen oder kreisrunden Querschnitt hat. Dies alles wiederzugeben, war schlechterdings unmöglich, und so wurden nur bedeutende und auffallende Volumveränderungen im Bild berücksichtigt. Schließlich wurde auf die höchst interessanten Verschiedenheiten in der feineren Struktur der Fasern, die vielfach auch mit dem Volumwechsel in Zusammenhang stehen, keinerlei Rücksicht genommen. Ihre Beschreibung gehört in den dritten Teil unsrer Arbeit.

Das auf den ersten Blick wohl etwas verblüffende Aussehen der Rekonstruktionsbilder, das so sehr von dem gewohnten Bild einer direkt gezeichneten Nervenverästelung abweicht, wird also durch folgende Faktoren bedingt: Einmal ist es die Projektion eines im Raum angeordneten Faserbündels auf die Fläche, die alles in der Richtung der Ordinate mehr oder minder verzerrt. Sodann ist es die durch die Methode gebotene Beschränkung auf die Betrachtung der Hauptäste, die das für Nervenverlaufsbilder charakteristische, reich verästelte Aussehen in Wegfall bringt. Und schließlich sind es auch die Besonderheiten des Objekts mit seinen, wie wir später sehen werden, besonders ausgeprägten Verbindungen der einzelnen Neurone durch große Äste und dem bedeutenden Zurücktreten der feinen Verzweigungen, wie dem parallelen Verlauf und der Nervenbündelanordnung des Ganzen, die das ungewohnte Aussehen der Bilder bedingen.

Wenn im folgenden eine kurze Analyse unsrer drei Rekonstruktionen gegeben werden soll — in der Hauptsache müssen ja die Bilder selbst für sich sprechen —, so muß bei der Notwendigkeit, dabei stets die Bilder vor Augen zu haben, noch kurz ihre Benutzung erklärt werden. Die in den oben angeführten Dimensionen ausgeführten Rekonstruktionen sind hier auf etwa $^1/_2$ verkleinert wiedergegeben. Die auf der Abszisse eingetragenen geraden Zahlen entsprechen den Schnitten, also 24 dem 24. Schnitt der Rekonstruktion. Die ungeraden Schnittzahlen mußten wegen der starken Verkleinerung auf $^1/_2$ cm pro Schnitt wegfallen.

Um bequem jeden Punkt auffinden zu können, sind in gleicher Distanz in der Ordinate ungerade Zahlen angebracht, so daß jeder innerhalb eines cm² gelegene Punkt durch eine gerade und eine ungerade Zahl bezeichnet werden kann, ähnlich wie bei einem Stadtplan oder Schachbrett[1]. Um weitere Anhaltepunkte der Bezeichnung zu gewinnen, sind sämtliche Fasern links wie rechts im Bild von oben nach unten durchnumeriert. Linke und rechte Zahlen entsprechen sich dabei gar nicht, sondern die Numerierung ist jeweils eine einfach fortlaufende. Die Grenzen des Nervenringes sind durch eine Kontur eingerahmt, alle sie überschreitenden Fasern sind also aus- oder eintretende. Diese sind je nach ihrem Schicksal bezeichnet. Alle zu einer Ganglienzelle tretenden Fasern, auch eingezeichnete Ganglienzellen selbst, sind mit *Z* und der Nummer der Zelle versehen, also *Z* 12 bedeutet, daß dies der Fortsatz der unipolaren Ganglienzelle 12 des Bauchganglions ist, dessen Verhalten bis zum Eintritt in den Ring im ersten Teil der Arbeit beschrieben und abgebildet wurde. Die in periphere Nerven eintretenden Fasern sind nach ihnen bezeichnet. In Texttaf. 1 bedeutet so *Sub. I—IV* die Fasern des N. subdorsalis, in Texttaf. 3 *Sub.* 1 usw. N. subventralis sinist. und *Sub. a* usw. N. subventralis dexter; im gleichen Bild sind die Fasern des Bauchnerven mit *B* 1, 2, 3 usw. bezeichnet, die der großen Commiss. cephalic. ventrolateralis sinistr. mit *L* 1, 2, 3 usw. und desgleichen dextra mit *L a*, *b*, usw. Im gleichen Bild bedeutet *CO* den Fortsatz, den die dicke Faser der Commiss. ventrodors. I in den Ring schickt. Endlich ist eine in den Rückennerv eintretende Faser in Texttaf. 2 als *N. d* bezeichnet.

Wie weit die Vollständigkeit bzw. Unvollständigkeit der Rekonstruktion innerhalb des Ringes geht, wurde bereits besprochen. Was die ein- und austretenden Fasern betrifft, so ist ihre Vollständigkeit nach den einzelnen Regionen verschieden. Dorsal (Texttaf. 2), wo ja nur die Fortsätze von zwei Zellen eintreten und einer austritt, ist natürlich in dieser Beziehung Vollständigkeit erreicht. Im Bereich der Rekonstruktion I (Texttaf. 1) gelang dieselbe Vollständigkeit, obwohl nicht weniger wie 31 Elemente in den Ring eintreten. Dagegen war es unmöglich, das gleiche bei der ventralen Rekonstruktion zu erzielen. Hier treten ja in den Ring ein: die Fortsätze von 33 direkten Ganglienzellen; von ihnen wurden nur 12 festgelegt. 55 größtenteils motorische Nervenfasern treten in den Bauchnerven aus; von ihnen sind auf der Texttafel 31 zu finden. Den beiden Subventralnerven gehen 6 direkte Fasern zu, nur 5 von ihnen zeigt die Rekonstruktion; endlich führt die große Comm. cephal. ventrolat. dem Ring 39 Nervenfasern zu, von denen 22 sensible Fasern sind, 14 indirekte Ganglienzellfortsätze und 3 Commissurenfasern. Von diesen sind 21 rekonstruiert, aber nur von einem kleinen Teil können wir die Herkunft aus diesen drei Gruppen festlegen, wie sich weiterhin zeigen wird. Dazu kommt dann noch der im Bild enthaltene Fortsatz der Faser der Comm. ventrodors. I. Also von 134 ein- oder austretenden Fasern wurden nur 70 mehr oder minder weit verfolgt. Wie die Wirklichkeit an dieser Stelle aussieht, wenn man auch noch die nichtberücksichtigten feinen Verästelungen addiert, läßt sich da kaum ausmalen.

---

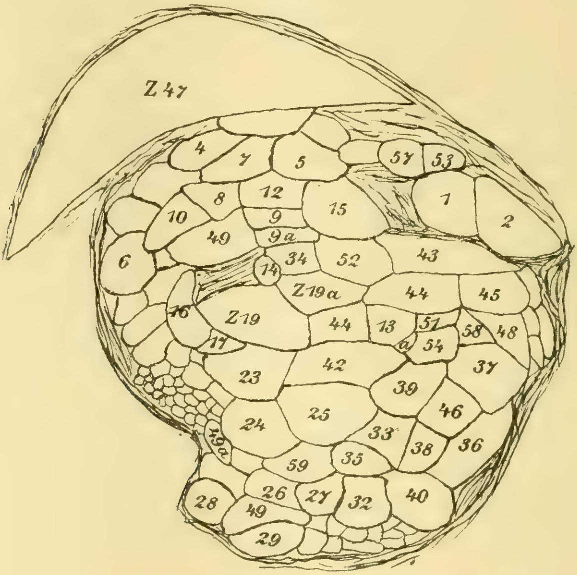
[1] Man erleichtert sich die Lektüre durch Benutzung eines rechtwinkeligen Dreieckes, dessen Katheten mit den jeweiligen beiden Zahlen in Deckung gebracht werden.

Zum Schluß sei nochmals darauf hingewiesen, daß das, was sich in den Rekonstruktionen findet, sicher vorhanden ist, soweit sorgfältige Arbeit Sicherheit gibt, daß aber deshalb das, was nicht festgestellt oder wiedergegeben werden konnte, trotzdem existieren kann.

III. Allgemeine Charakteristik des Nervenringes.

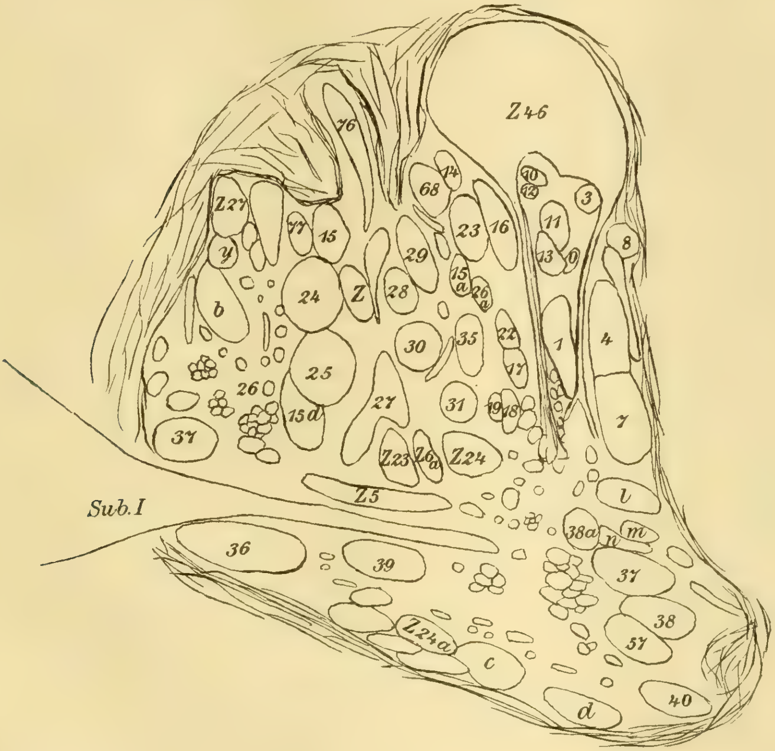
Der Nervenring bildet ein von der öfters erwähnten Scheide begrenztes Band, das der Außenwand des Oesophagus dicht anliegt. Sein Querschnittsbild variiert je nach der Stelle, die wir betrachten. Den kleinsten Querschnitt findet man an den Stellen, die am weitesten von dem Eintritt irgend einer Nervenfaser entfernt sind, also vor allem in der Mitte zwischen dem Eintritt der Papillennerven und den vier Hauptlinien des Körpers. Unter diesen Punkten ragen dann wieder die dorsal gelegenen durch ihren kleinen Durchmesser hervor, wie überhaupt die ganze dorsale Hälfte des Ringes schmächtiger ist. Anschwellungen finden sich dann an allen Nerveneintrittsstellen, und zwar entspricht ihr Umfang der Zahl der eintretenden Fasern, so daß sie dorsal am schwächsten, lateral stärker und ventral so bedeutend sind, daß hier der Querschnitt die vierfache Fläche einnimmt im Vergleich zu den ersterwähnten Punkten.

Betrachtet man nun den Querschnitt des Ringes an einem von Nerveneintritten freien Punkt, so sieht man ihn ausgefüllt von einer großen Zahl dichtgedrängter Faserquerschnitte verschiedenster Größe, Form und Struktur. Zwischen den Fasern findet sich keinerlei Bindegewebe, außer einer sehr dünnen Gliascheide, so daß ein typisches Mosaikbild entsteht (Textfig. 6). Im allgemeinen lassen sich einzelne enger zusammengehörige Fasergruppen von ähnlicher Struktur unterscheiden. Von ganz kleinen Fäserchen, deren Zahl und Anordnung sich nicht genau feststellen ließe, sind an solchen Punkten nur wenige vorhanden. Zu ihren Gunsten verschiebt sich das Bild, wenn wir uns einem Nerveneintritt nähern. Ihre Masse nimmt dann zu, und zwar liegen sie gewöhnlich in einer Gruppe beisammen am Außenrande des Ringes; Textfig. 6 zeigt sie vom dorsalen Teil des Ringes. Der Querschnitt entspricht dem Schnitt 37 zur Rekonstruktion Texttaf. 2. An solchen Stellen findet nun auch eine Auflockerung des ganzen Fasergefüges statt. Die einzelnen Fasern weichen auseinander oder bleiben nur in kleineren Gruppen vereinigt. Zwischen sie schieben sich die eintretenden Fasern ein, viele feine Ästchen und dann auch stets größere



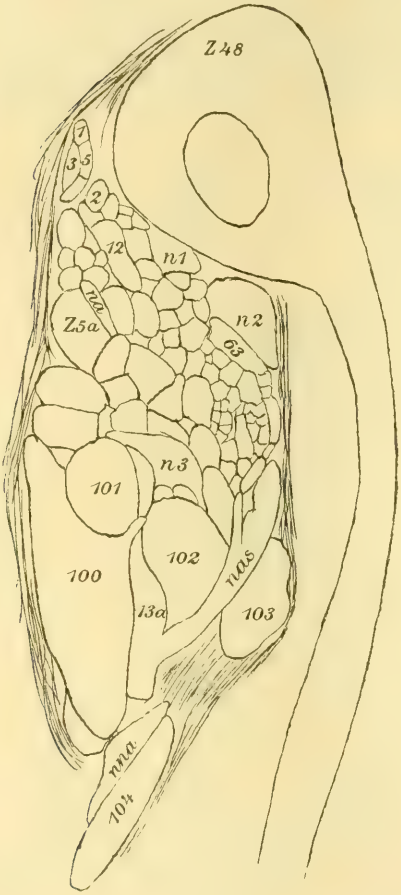
Textfig. 6.

Massen von Glia, die, wie später geschildert wird, von außen in den Ring gelangt. Textfig. 7 gibt von dem Aussehen einer derartigen Stelle einen Begriff; sie entspricht dem Schnitt 47 der Rekonstruktion Texttaf. 1. Wohl die größte Masse derartiger fein verflochtener Fäserchen findet sich an der Eintrittsstelle des Bauchnerven. Daß sie aber selbst hier im Verhältnis zu den starken Fasern keine Rolle spielt, geht aus Textfig. 8 hervor, die den Schnitt 40 der Rekonstruktion Texttaf. 3 wiedergibt.

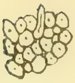

Z46
76
14
68
10
12
3
Z27
77
15
23
16
11
13
9
8
y
29
15 a
24
Z
28
26 a
b
22
35
30
1
4
17
25
26
27
31
19
18
7
15d
37
Z23
Z6 a
Z24
Z5
l
Sub. I
38a
m
n
36
39
37
38
57
Z24a
c
d
40

Textfig. 7.

Dies sind also vor allem die Teile, auf die wir in unsrer weiteren Schilderung keine Rücksicht nehmen können, da sie nicht rekonstruierbar sind. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Teile recht eigentlich der Punktsubstanz andrer Wirbellosenganglien entsprechen. Es läßt sich auf das klarste feststellen, daß es sich um ein dichtes Geflecht und nicht etwa ein diffuses Netz feinster Fäserchen handelt, ähnlich wie es vor allem von Retzius für andre Wirbellose verfochten wird. Allerdings endigen die Fäserchen nicht isoliert, sondern gehen schließlich in andre oder in dicke Nervenfasern ein, so daß das Ganze im feinen das Bild wiederholt, das wir für die dicken Fasern entwerfen müssen. In Fig. 9 ist ein kleines Stück des Neuropils, wie wir diesen Teil auch hier nennen können, herausgezeichnet und auch ausnahmsweise die Neurofibrillen eingetragen. Man sieht, daß in der Tat die Neuropilstruktur genau die gleiche ist wie die des übrigen Nervenringes und es auch keinem Zweifel unterliegen kann, daß die Fäserchen nach denselben Gesetzen miteinander in Verbindung treten wie die dicken Fasern. Was den Ursprung dieser Punktsubstanz anbelangt, so ist es der gleiche wie auch anderwärts. Hauptsächlich sind es Seitenäste von in den Ring eintretenden Nervenfasern, die zu ihrem Aufbau beitragen, dagegen ist es sehr selten, daß ganze Nervenfasern sich so fein verästeln, daß sie sich völlig in diese Fasermasse auflösen. Die Hauptsache bleiben bei diesem Nervensystem die Verbindungen von starken Nervenstämmen. Die feinen Verästelungen kommen nur als sekundärer und weniger wichtiger Teil hinzu. Bei der weiteren Darstellung ist also dem zu Beschreibenden stets noch diese Punktsubstanz zu addieren und vorzustellen, daß wenigstens an den Hauptnerveneintrittspunkten ein großer Teil der Fasern auf diese Weise noch weiterhin in Konnex steht.



Textfig. 8.



Textfig. 9.

Was die Lage der Fasern innerhalb des Ringes betrifft, so ist sie oft auf große Strecken hin festgelegt. So findet sich z. B. in der ventralen Region eine Gruppe kleinerer Fasern, die von der rechten Seite nach der linken unverästelt durchlaufen und dabei stets dicht zusammengedrängt den vordersten Rand des Ringes einnehmen. Andre aber wechseln ihre Lage, indem andre Fasern sich über sie hinwegschieben, ohne dabei vielfach ihren Zusammenschluß zu Gruppen aufzugeben. Im einzelnen herrscht da eine so große Mannigfaltigkeit, daß eine Einzelbeschreibung ermüdend wäre, um so mehr, als dem ja keine besondere Bedeutung zukommt.

Was das Verhalten der Nervenfasern beim Eintritt in den Ring betrifft, so gilt im allgemeinen die Regel, daß sie sich nach dem hinteren inneren Rand begeben, wo sie ihre Verbindungen eingehen. Haben sie feine Verästelungen zur Punktsubstanz, so werden diese sofort nach dem Eintritt in den Ring abgegeben. Andre allgemeine Charakteristika lassen sich nicht angeben; nur die von vorn eintretenden Nerven zeigen noch ein typisches Verhalten. Die Faser verliert nämlich alsbald nach ihrem Eintritt ihr Volumen und schrumpft zu einem feinen, dafür aber sehr stark färbbaren Strang zusammen, der sich zwischen den andern Fasern durchzwängt. An seinem definitiven Platz angelangt, nimmt der Strang dann wieder sein ursprüngliches Volumen an.

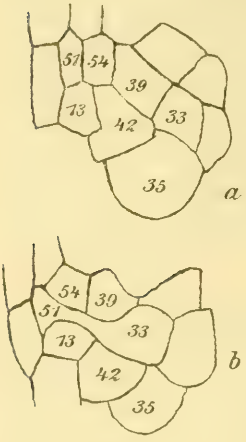
Bekanntlich nimmt auch der Nervenring bei den Nematoden an der Muskelinnervierung Anteil, indem die ihm zunächst liegenden Muskelzellen ihre Innervierungsfortsätze — bei den Nematoden kommt ja der Muskel zum Nerv und nicht umgekehrt — zum Ring schicken und sich ihm in Gruppen zwischen den Abgangsstellen des Nerven anlegen. An diesen Stellen treten dann einzelne Fasern des Ringes zu seinem Hinterrand, und indem dort die den Ring umhüllende Scheide unterbrochen ist, kann die Vereinigung mit den Muskelfortsätzen stattfinden. Derartige Innervierungspunkte sind in den Rekonstruktionen mit ⊕ bezeichnet.

IV. Einzelbetrachtung des Faserverlaufs.

Wenn wir nunmehr den Versuch machen wollen, die Ergebnisse unsrer Rekonstruktionen darzustellen, so sei von Anfang an darauf hingewiesen, daß es kaum möglich sein dürfte, das, was die Bilder lehren, zu beschreiben. Für den, der dem Gegenstand Interesse entgegen bringt, gibt es keine andre Möglichkeit der Information, als das genaue Studium der Texttafeln. Sollte ihm dabei mancherlei aufstoßen, dessen hier keine Erwähnung getan ist, so wäre auch das bei der Komplikation des Gegenstandes nicht zu verwundern. Vielleicht ist am leichtesten in das Verständnis des Ganzen einzudringen, wenn wir mit dem Allgemeinen beginnen und erst allmählich zum Speziellen vordringen. Es sei deshalb zuerst beschrieben, welche Arten von gegenseitigen Beziehungen durch direkte Verbindungen zwischen den einzelnen parallel verlaufenden Fasern des Ringes bestehen. Auf Struktur, Funktion oder Herkunft dieser Verbindungen sei dabei zunächst gar keine Rücksicht genommen, also auch in keiner Weise darauf, ob die Verbindungen unter den Begriff der leitenden oder nichtleitenden Verbindungen Apáthys gehören, bzw. ob dieser Begriff überhaupt hier anwendbar ist.

a. Die Art der Verbindungen zwischen einzelnen Komponenten des Nervenringes.

Bei einem Blick auf die Texttaf. 1 und 2 fallen vor allem die zahlreichen feinen Fäden auf, die senkrecht das Bild durchsetzend die verschiedensten Fasern miteinander verbinden. Sie sind die graphische Darstellung für eine Art von Verbindungen, die für die Fasern des Nervenringes äußerst charakteristisch ist: zwei Fasern werden durch einen sehr feinen Seitenast, von ganz gleichmäßigem Kaliber und drehrundem Querschnitt, der sich zwischen den benachbarten Fasern hindurchdrängt, verbunden. Der Verlauf des Ästchens liegt meist so genau in der Querschnittsebene des Ringes, daß es gewöhnlich in einem Schnitt getroffen ist. Nur selten durchsetzt es das Faserbündel so schräg, daß mehrere Schnitte nötig sind, um es zu verfolgen. In Wirklichkeit sind diese feinen Querbrücken nur sehr kurz, und nur die Rekonstruktionsmethode trägt Schuld daran, daß sie in den Bildern meist so lang erscheinen. Die größte Länge, die möglich wäre, nämlich der Durchmesser des Ringes, kommt selten vor. Meist liegen die so verbundenen Fasern nicht weit voneinander entfernt, so daß das Fäserchen nur um eine oder wenige Fasern herumbiegt. Wie sich dies Verhalten in Wirklichkeit darstellt, zeigen die Teile von Querschnitten, die in Textfig. 10 dargestellt sind; *a* und *b* sind zwei aufeinander folgende Schnitte, und in *b* sind die Fasern 33 und 51[1] durch eine feine Brücke verbunden, die zwischen 54 und 13 hindurchtritt. Die betreffende Stelle findet sich in Texttaf. 2, Quadrat 32 : 49; die Faser 33 ist

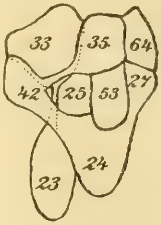


Textfig. 10.

---

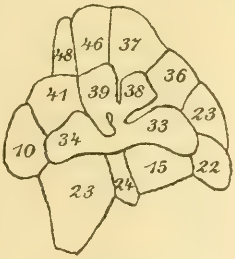
[1] Die hier und weiterhin in den Querschnitten verwandten Zahlen beziehen sich auf meine zur Rekonstruktion verwandten Zeichnungen und haben im übrigen keinerlei Bedeutung.

hier rechts mit 43 bezeichnet, und von ihr geht nach oben eine Brücke zur Faser 51, die links und rechts mit 13 bezeichnet ist. Besonders häufig findet man, daß eine Faser dicht beieinander mehrere derartige Brücken abgibt, also in mehreren Schnitten hintereinander oder gleichzeitig nach verschiedenen Seiten. In Fig. 11 ist ein Stück eines Schnittes abgebildet, in dem die Faser 24 gleichzeitig rechts und links eine Brücke nach 27 bzw. 42 hat. Die entsprechende Stelle der Rekonstruktion findet man auf Texttaf. 2. Im Quadrat 30 : 25 gehen von der dicken Faser, die links die Nummer 25 trägt und der Faser 24 des Schnittes entspricht, zwei senkrechte Verbindungen nach unten, einer zu der links mit 32 bezeichneten Faser, die gleich 42 des Querschnittes ist, eine zu der links mit 34 beschrifteten gleich 27. Im gleichen Schnitt sieht man übrigens auch 42 seinerseits mit 35 verbunden und 23 mit 33. In ähnlicher Weise sind also alle Stellen zu verstehen, in denen derartige Brücken eingetragen sind.

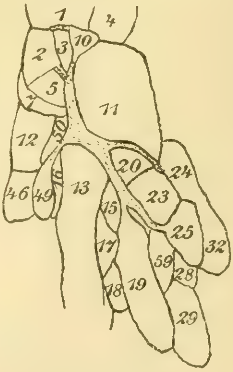


Textfig. 11.

Nicht selten läßt sich auch beobachten, daß ein Seitenästchen einer Faser sich gabelt und so eine Brücke zu zwei andern Fasern herstellt. Textfig. 12 zeigt eine solche Stelle: von Faser 33 geht nach oben (vorn) ein Ästchen ab, das sich spaltet und so 33 mit 38 und 39 verbindet. Gleichzeitig aber hat 33 links noch eine Brücke zu 34. In der Rekonstruktion konnte dies Verhalten natürlich nicht richtig wiedergegeben werden. Die Stelle liegt in Texttaf. 2 im Quadrat 50 : 49. Faser 33 ist hier rechts mit 43 signiert und schickt nach oben zwei Brücken, von denen die eine zu Faser 23 von rechts gleich 34 des Schnittes geht, die andre zu 32 und 16 von rechts gleich 38 und 39 im Schnitt. Schließlich kommt es sogar vor, daß ein solches Seitenästchen sich reich verästelt und auf diese Weise eine größere Zahl von Fasern gleichzeitig mit einer verbindet. Auch dieser Fall sei an einem Querschnitt illustriert in Textfig. 13. Das punktierte Verzweigungssystem



Textfig. 12.



Textfig. 13.

geht in dem vorhergehenden, nicht abgebildeten Schnitt von Faser 14 aus und verbindet hier damit die Fasern 49, 19, 25, 24, 2. Da im vorausgehenden Schnitt noch weitere Verbindungen lagen, so werden hier gleichzeitig mit der Faser 1 nicht weniger als sieben andre Parallelfasern verbunden. Die betreffende Stelle ist in Texttaf. 3 rekonstruiert, der Abgang von Faser 1, hier ebenfalls links mit 1 bezeichnet, liegt im Quadrat 4 : 1, und man sieht das Fäserchen, nach unten verlaufend, die Verbindung mit sieben Fasern herstellen. Als eine Modifikation der hier besprochenen Brückenbildung sei schließlich noch die Verbindung zwischen zwei dicht beieinander liegenden Fasern erwähnt. In diesem Fall findet man einfach in einem Schnitt die beiden Fasern ineinander übergehend, dagegen im vorhergehenden und folgenden voneinander getrennt, z. B. die Fasern 24 und 32 in Textfig. 13.

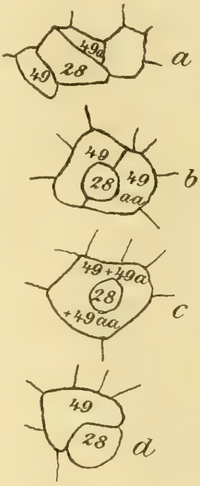
Was nun die Verbreitung dieser Art von Verbindungen betrifft, so scheinen sie im Nervenring eine große Rolle zu spielen. Denn es sind unter den verfolgbaren Fasern kaum solche anzutreffen, die auf eine größere Strecke glatt verlaufen, ohne irgendwelche Brücken zu zeigen. In unsern Rekonstruktionen sind solche Fasern in größerer Zahl nur dorsal zu finden auf Texttaf. 2, wie die dort links und rechts mit 1, 3, 6, 7 bezeichneten Fasern, ferner 11, 17, 24, 48 und 53 von links, in Texttaf. 1 ist es nur 10 und 33 von links. Es scheint dabei, als ob für einzelne Fasern diese Art der Kommunikation mit andern eine besondere Rolle spiele, da sie in einem Niveau dicht beieinander eine große Zahl von Brücken aufweisen. Eine solche ist z. B. Faser 4 von rechts und links, Texttaf. 2, die im Verlauf von 13 Schnitten, d. h. 65 μ, nicht weniger als zwölf Brückenäste abgibt (Texttaf. 2, Quadrat 5 : 52—66). Es ist interessant, zuzusehen, welche Art von Zusammenhängen auf diese Weise erzielt werden. Die Faser 4 zeigt also hier direkte Verbindung mit den Fasern 14, 21, 22, 27, 28, 29, 31, 34 von rechts, darunter allein vier Brücken zu 29 und zwei zu 28. Verfolgen wir nun wieder die Verbindungen dieser Fasern, so kommen wir von 31 z. B. zu 20, 24, 9, 32, 33, 43 von rechts, von 43 wieder zu 13, 16, 23, 26, 36, und führt man dies weiter, so zeigt sich, daß auf diese Weise von den 50 bzw. 53 gezeichneten Fasern alle außer den neun ganz glatt durchlaufenden Fasern miteinander Kontinuität haben. Also schon bei Betrachtung nur dieser einen Art von Verbindungen, der Brücken, zeigt sich, daß schon auf so kleinem Raum, wie ihn der in Texttaf. 2 rekonstruierte Teil des Nervenringes einnimmt, in letzter Linie alles mit allem kontinuierlich verbunden ist.

Das eben erwähnte Beispiel der Faser 4, Texttaf. 2 zeigte auch, daß es durchaus nicht die Regel ist, daß zwei Fasern nur durch eine Brücke verbunden werden können; im Gegenteil ist es eine sehr häufige Erscheinung, daß ziemlich nahe beieinander mehrere Verbindungen zwischen den gleichen Fasern liegen, wie die Faser 4 von Texttaf. 2 ja auf dem kurzen Raume von 65 μ vier Verbindungen mit 29, zwei mit 28 und 31 aufwies. Dies an den verschiedensten Punkten des Nervensystems zu beobachtende Verhalten könnte seine einfache Erklärung darin haben, daß die beiden Fasern Gabeläste einer Faser sind, deren Längstrennung nicht völlig eingetreten ist. Bei dem angeführten Beispiel sind wir aber imstande nachzuweisen, daß dem nicht so ist, daß vielmehr die betreffenden Fasern ganz verschiedenen Systemen angehören. Faser 4 von Texttaf. 2 läßt sich nämlich direkt nach links in die Faser 5 von rechts der Texttaf. 1 verfolgen (die beiden Texttafeln schließen ja aneinander an!). Diese gehört aber, wie ihre später zu besprechenden Verbindungen mit den centralen Fortsätzen der Zellen 60 und 62 beweisen, dem System dieser Sinnesganglienzellen an. Faser 28 von rechts (27 von links) entspricht dagegen in Texttaf. 1 der Faser 25 von rechts, die, wie ihr Verfolgen lehrt, dem interessanten System der Commissurenzelle 46 zugehört. Die betreffenden mehrfachen Brücken verbinden also in der Tat die Gebiete verschiedener Neurone miteinander, wenn wir diesen Begriff zunächst ohne weitere Diskussion in seinem ursprünglichen Sinne anwenden dürfen. Um diesen Punkt völlig sicher zu stellen, sei noch ein Beispiel — weitere sind in den Texttafeln leicht zu finden — angeführt. Die Faser 43 von rechts, Texttaf. 2, ist doppelt verbunden mit 46 ebenda. 43 setzt sich in ihrem links mit 50 bezeichneten Gabelast in Texttaf. 1 als 49 von rechts fort. Diese setzt sich nach links fort, gabelt sich im Quadrat 58 : 59, und der untere Ast tritt dann in Schnitt 54 zu Zelle 41 des Gangl. cephal. lat. ext. med., während der obere Ast nach vorn geht und, mit der Faser 37 von rechts vereinigt, in Schnitt 36 oben austritt, um zu Zelle 23 des Gangl. ceph. lat. int. zu treten. Faser 46 dagegen setzt sich ganz direkt in Faser 46 von rechts der Texttaf. 1 fort, die in Schnitt 34 unten austritt und zu Zelle 43 des Gangl. ceph. lat. ext. med. läuft.

Um die Betrachtung dieser feinen Querverbindungen abzuschließen, sei schließlich noch festgestellt, daß sie nicht regelmäßig über den Ring verteilt sind, sondern stets stellenweise dichtgedrängt in großer Zahl auftreten. Solche Stellen finden sich auf Texttaf. 1 in den Schnitten 2 bis 12 oder 90—110, auf Texttaf. 2 vor allem 48—70, Texttaf. 3 zwischen 2 und 10. Ein Blick auf die Bilder lehrt aber, daß sie auch den dazwischen liegenden Partien zukommen und nur an großen

Nerveneintrittsstellen ganz oder fast ganz zurücktreten, wie zwischen 42 und 60, Texttaf. 1, oder 40—50, Texttaf. 2.

Eine zweite Art von Verbindungen zwischen den Komponenten des Nervenringes stellen die feinen Verästelungen dar, die der Punktsubstanz entsprechen. Sie wurden bereits oben gewürdigt und scheiden infolge der angewandten Methode aus unsrer Betrachtung aus. Die wichtigsten und interessantesten Kommunikationen sind aber die, die durch starke vollwertige Fasern vermittelt werden; daß sie innerhalb des Centralnervensystems eine so große Rolle spielen, ermöglicht ja allein, daß es gelang, mittels der Rekonstruktionsmethode so weit zu kommen. Es äußert sich vor allem darin das relativ einfache Verhaltens unsres Objekts, das so die günstige Chance liefert, die elementare Frage der Verbindung der Nervenelemente zu entscheiden. Die Arten, wie nun solche Verbindungen zwischen verschiedenartigen Fasersystemen stattfinden können, sind außerordentlich mannigfaltige. Da an jedem Punkt, an dem zwei Fasern sich miteinander verbinden, auch eine Verbindung zwischen den Fasersystemen zweier Neuronen liegen kann, so seien zunächst einfach die verschiedenen Arten gegenseitiger Beziehung zweier beliebiger Fasern aufgezählt. Der einfachste Fall ist natürlich der, daß sich eine Faser in zwei gabelt (bzw. zwei zu einer verschmelzen) und die Tochterfasern parallel weiter laufen. Merkwürdigerweise ist diese dichotomische Verzweigung gar nicht so häufig wie gewöhnlich. In Texttaf. 2 sieht man die Faser 9 von rechts im Quadrat 54 : 7 sich in zwei etwa gleich große Fasern teilen, bei der Faser 43 von rechts sind die beiden Gabeläste im Quadrat 10 : 49 schon im Volumen ungleich, und in Texttaf. 1 sieht man im Qudrat 4 : 47, wie sich von der dicken Faser 32 von links ein ziemlich dünner Ast abspaltet. Ein recht merkwürdiges Verhalten dieser Art zeigt uns die Faser 5 von rechts in Texttaf. 1, die sich im Quadrat 88 : 61 in zwei Fasern spaltet, von denen jede einzelne viel dicker ist als sie selbst. Es ist dies eben einer der auffälligen und häufigen Fälle des plötzlichen Kaliberwechsels. Sehr merkwürdig ist ferner eine Art der Vereinigung zweier Fasern, die mir innerhalb des Nervenringes nur einmal begegnet ist, aber auch in peripheren Nerven zur Beobachtung kam. Sie ist in Texttaf. 2, Quadrat 18 : 55 wiedergegeben und betrifft die Fasern 97 und 49 von links. Aus dem Projektionsbild erhält man keine richtige Vorstellung, weshalb in Textfig. 14 vier Schnitte abgebildet sind. Sie zeigen im ersten Schnitt (8 der Rekonstruktion) die Fasern 47, 49, 51 von links, hier bezeichnet als 49, 49*a*, 49*aa*, welche die Faser 48 der Texttafel, hier 28, umlagern. Einige Schnitte weiter sind 49 und 49*a* vereinigt (Schnitt 14), und diese Faser, ebenso wie 49*aa* ist halbröhrenförmig eingekrümmt, und so umscheiden sie die Faser 28 völlig (Textfig. 14*b*). Im 16. Schnitt (Textfig. 14*c*) ist 49 mit 49*aa* verschmolzen, die Faser bildet eine vollständige Röhre, in deren Innern 28 liegt. Ein paar Schnitte weiter endlich (*d*) hat sich die Röhre geöffnet, und 49 (gleich 49 + 49*a* + 49*aa*) liegt neben 28.



Textfig. 14.

Noch weniger häufig sind drei- und mehrfache Aufteilungen von Fasern. Sie finden sich wohl nur in der Bauchgegend, wie ein Blick auf Texttaf. 3 lehrt, z. B. im Quadrat 50 : 47. Der typischste Verbindungsmodus scheint aber der leiterförmige zu sein. Eine Faser gabelt sich in zwei, und die eine begibt sich nach mehr oder minder kurzem selbständigen Verlauf, den Ring durchsetzend, zu einer andern Faser, um mit ihr zu verschmelzen. Man betrachte z. B. die Faser 35 von links Tab. 2, von der im Quadrat 35 : 32 eine Hälfte abgeht um wenige Schnitte weiter mit 22 von links zu verschmelzen.

Als eine merkwürdige Verbindungsart sei ferner die erwähnt, daß eine dickere Faser sich in eine oder mehrere dünne spaltet. Diese verlaufen aber nicht etwa getrennt im Ring weiter oder vermitteln verschiedenartige Verbindungen, sondern münden dann sämtlich in eine und dieselbe Nervenfaser ein. Ein derartiger Fall ist z. B. in Texttaf. 3 zu sehen. Die bandartige Faser 10 von links spaltet sich im Quadrat 10 : 9,11 in mehrere Fasern, deren oberste sich in Schnitt 18 wieder in drei gabelt. Von diesen liegen die beiden oberen bald nach unten und münden im Quadrat 20 : 21 in den obersten Ast der Faser 19 von links. Noch merkwürdiger ist ein in Texttaf. 1 wiedergegebener Fall, der sich im Quadrat 28 : 61 findet. Hier spaltet sich die von links kommende dicke Faser in drei feine Äste, die dann gleichzeitig in den eintretenden dicken Fortsatz der Zelle 24 münden.

Noch eine charakteristische Form sei aus der Fülle der Verbindungsmöglichkeiten angeführt; sie wurde nur in der Ventralregion des Ringes angetroffen. Ihr Wesen besteht darin, daß sich mehrere Fasern zu einer dicken plasmatischen Masse vereinigen, die nun nach allen Seiten Fasern und Verbindungen entsendet, nach Verlauf von sechs bis zehn Schnitten, also 30—50 μ, sich aber wieder in verschiedene Fasern aufsplittert. Auf den ersten Blick könnte man glauben, hier eingeschaltete Zellkörper vor sich zu haben; es kann aber davon nicht die Rede sein, es handelt sich vielmehr ausschließlich um eine stark verdickte Kommunikationsstelle vieler Fasern, eine Art von Umschaltestation. In Texttaf. 3 sind in typischer Weise zwei solche Stellen zu sehen, die eine in 44—50 : 45, die andre im Quadrat 54—64 : 51. Welche Fülle von Verbindungsmöglichkeiten durch solche Stellen geschaffen werden, ist leicht auf dem Bild zu verfolgen. So werden durch ersteres System hier miteinander in direkte Kontinuität gebracht die Fortsätze der Ganglienzellen 2, 3, 5, 12, die Bauchnervenfasern *B* 6, 8, 13, 15, 17, 18, 19, 21, 27, die Fasern des Nervenringes 14, 17, 36, 39 von links, gar nicht von allen den Elementen zu reden, die indirekt so verbunden sind oder die durch feine Fäserchen, die nicht rekonstruiert werden konnten, mit dem System zusammenhängen.

Noch ein merkwürdiges Verhalten von Nervenfasern innerhalb des Ringes sei zum Schluß erwähnt, dem wir später bei unsern allgemeinen Erörterungen eine prinzipielle Bedeutung zuerkennen müssen, das Vorkommen rückläufiger Fasern. Eine solche ist die Faser, die in Texttaf. 1 mit 35 bzw. 36 von links bezeichnet ist. Sie verläuft im Bild bis zum Schnitt 48 und biegt hier in eine Schlinge um die eintretenden dicken Fasern des Subdorsalnerven (*subd. I*) herum. Die beiden rücklaufenden Teile der Faser liegen im Querschnitt dicht beisammen.

Wollen wir aus diesem Überblick der Verbindungsarten innerhalb des Nervenringes einen allgemeineren Satz herausschälen, so könnten wir sagen: Der Nervenring hat den Charakter eines Plexus, insofern das Wesen eines Netzes, daß alles in letzter Linie mit allem zusammenhängt, gegeben ist. Der Plexus ist aber weder regellos noch diffus, sondern es treten ganz bestimmte, nach Länge, Volumen, Herkunft und Lokalisation festgelegte Bestandteile miteinander in bestimmte Verbindungen, aus denen sich an bestimmten Stellen bestimmte Einzelfasern zum Austritt ablösen oder von außen eintreten.

b. Bestimmung der Zelltypen.

Bekanntlich unterscheidet man gewöhnlich im Nervensystem drei Typen von nervösen Elementen, sensible, motorische und Assoziationszellen. Bei den mit Methylenblau oder Golgi-Färbung untersuchten Objekten lassen sie sich im allgemeinen leicht auseinander halten, da die Methoden ja gleichzeitig das Verzweigungsgebiet einzelner Systeme darstellen, die so als Totalität hervortreten. Die sensiblen Elemente liegen meist an der Peripherie, und in das Centralorgan tritt nur ihr centripetaler Fortsatz ein, hier die Reflexübertragung zu bewirken. Die motorischen Elemente spielen die Hauptrolle; sie senden stets wenigstens einen ihrer Äste direkt oder indirekt in einen peripheren motorischen Nerv, während die andern den Konnex mit andern Elementen des Centrums herstellen. Die Assoziationselemente liegen in ihrer Totalität im Centralorgan und verbinden dessen einzelne Teile untereinander.

Natürlich lassen sich auch hier bei *Ascaris* diese drei Typen unterscheiden, nur ist ihre Umgrenzung infolge der angewandten Methode der Rekonstruktion etwas erschwert. Aber nicht nur die Methode, sondern auch die Eigenheiten des Objektes tragen dazu bei. Denn bei dem vorwiegend parallelen Verlauf der Fasern im Ring und der Unipolarität der meisten ja außen dem Ring ansitzenden Ganglienzellen ist es meist unmöglich, zu entscheiden, welche Fasern cellulipetal oder cellulifugal verlaufen. Für die prinzipiellen Fragen der elementaren Zusammenhänge im Nervensystem ist dies ja zunächst auch gleichgültig. Denn bei der Art der Verbindung der einzelnen Neurone, die wir weiterhin schildern werden, spielt es gar keine Rolle, was wir zum einen oder andern rechnen.

1) Die sensiblen Elemente. Bekanntlich sind bei Wirbellosen zwei Möglichkeiten des Verhaltens der sensiblen Zellen verwirklicht. Entweder liegen die Sinneszellen in der Epidermis oder doch wenigstens an der Peripherie und senden nur ihren centripetalen Fortsatz in das Centralorgan, oder aber an der Peripherie liegen freie Nervenendigungen, und der centripetale Nerv führt zu einer allerdings schwer nachzuweisenden central gelegenen Sinneszelle. (Literatur bei BETHE, 1903.) Ersterer Typus wird seit LENHOSSÉKS bekannten Untersuchungen im allgemeinen als der primitivere betrachtet. Hier bei *Ascaris* ist der letztere vertreten, den ich meinerseits geneigt bin, für den ursprünglichen zu betrachten. Die mit specifischen Differenzierungen verbundenen freien Nervenendigungen wurden schon früher beschrieben, ebenso die Beziehungen dieser Sinnesnerven zu den Zellen der Sinnesganglien, die ja in gleicher Weise um die Centralcommissur gruppiert sind wie die andern Ganglien auch und so Teile des Centralorgans repräsentieren. Wir können diese im ersten Teil der Arbeit beschriebenen und abgebildeten Zellen sämtlich als centrale Sinneszellen bezeichnen. Da der Begriff der Sinneszelle aber gewöhnlich mit dem der peripheren Lage verbunden erscheint, ist er besser nicht hier anzuwenden, vielmehr einfach von sensiblen Elementen zu reden. Sie sind, wie auch sonst,

bipolar, mit Ausnahme der merkwürdigen collateralen Zelle 38. Alle andern senden ihren centralen Fortsatz direkt oder auch auf Umwegen in den Nervenring, und nur jene eine hat die beschriebene merkwürdige Doppelverbindung zum Ring. Das Verhalten im Ring wird bei Besprechung des Reflexbogens geschildert.

2) Die Assoziationselemente sind sozusagen der Maßstab für die Höhe eines Nervensystems, dessen reichere Reflexmöglichkeiten hauptsächlich auf ihrer Anwesenheit beruhen. Ein Blick auf den Bauplan des *Ascaris*-Nervensystems und der Muskulatur zeigt, daß hier nur so wenige Koordinationen in Betracht kommen, daß ihnen auch keine komplizierte morphologische Grundlage nottut: sechs motorische Längsnerven des Hautmuskelschlauches müssen zusammenarbeiten und maximal mit 19 Paar symmetrischer Sinneszellen in Reflexverbindung stehen. Dazu kommt noch die Verbindung mit dem durch eigne Gangliensysteme relativ selbständigen Hintertier, vermittelt durch im ganzen zehn Fasern. Wenn man dazu noch die charakteristische Eigenschaft der Nematoden, kleine Zahl bei bedeutender Größe der Zellen nimmt, so wird man nicht weiter erstaunt sein, nur wenige Elemente zu finden, die mit Sicherheit als Assoziationszellen angesprochen werden können.

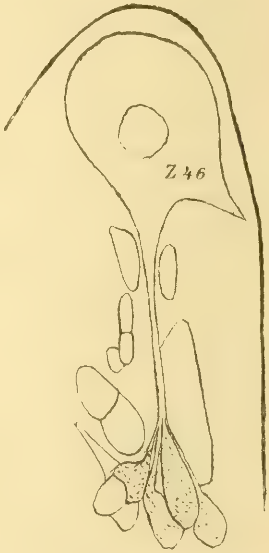
Die Assoziationsbedürfnisse sind, soweit ich sehen kann, nun folgende: 1) Die sensiblen Centren des Hinterendes, die im wesentlichen im Dienst des Begattungsaktes (beim ♂) stehen, bedürfen einer Verbindung mit den Centralorganen des Kopfes. 2) Auch die motorischen Centren des Hinterendes bedürfen einer derartigen Möglichkeit der Koordination mit den Kopfganglien. 3) Die sechs motorischen Hauptlängsnerven, deren Tätigkeit die Längsmuskulatur zu den Kontraktionen veranlaßt, die die typischen Wurmbewegungen bewirken, benötigen eine die Koordination ihrer Tätigkeit gewährleistende Einrichtung. Sie muß aber eine mehrfache sein, nämlich Koordination des ganzen Innervierungsgebietes (Schlängeln), Koordination bestimmter Abschnitte (Pendelbewegungen eines Körperabschnittes), Koordination innerhalb eines oder mehrerer Querschnitte (Bohrbewegung).

Von geringem Interesse sind die Assoziationselemente für das erste Bedürfnis, nämlich die beiden bipolaren Zellen 35 und 43 im Ganglion cephal. lat. ext. ant. und med., deren peripherer Fortsatz ja im N. lateral. nach hinten verläuft und eine Verbindung mit den Centren des Hintertieres vermittelt. Central tritt, wie im ersten Teil geschildert, der Fortsatz von 43 lateral in den Ring. Wir sehen seinen Eintritt in Texttaf. 1, Schnitt 34; die Faser verläuft ohne weitere Verbindungen nach der Dorsalseite, hört in dem Bild rechts als Faser 46 auf, ist aber in Texttaf. 2 wieder als Faser 46 von links weiter zu verfolgen, überschreitet die Mittellinie und beginnt erst dann einige Seitenäste abzugeben. Diese Assoziationszelle stellt also die Verbindung zwischen den sensiblen Centren des Hinterendes und den dorsalen Teilen des Centralorgans der gekreuzten Seite dar. Der centrale Fortsatz der Zelle 35 tritt dagegen durch die Comm. ceph. ventrolat. zum Bauchteil des Nervenringes. Sein Verhalten hier konnte nicht eruiert werden.

Die wichtigsten Assoziationszellen aber liegen innerhalb des Nervenringes und repräsentieren die Elemente für die zweite und den Hauptteil der dritten Funktion, soweit sie vom Centralorgan aus geleitet werden. Es sind die einzigen Zellen, die sich hier finden und die wir früher als die beiden lateralen Commissurenzellen 46, die dorsale 47 und die ventrale 48 kennen lernten. Sie gehören funktionell paarweise zusammen, indem die beiden lateralen ihr Verzweigungsgebiet vollständig auf das Innere des Nervenringes beschränken, während die dorsale wie die ventrale je eine kräftige Nervenfaser in den Rücken- bzw. Bauchnerv nach hinten schicken. Ich habe zwar diese Fasern nicht weiter nach rückwärts verfolgt als die andern, glaube aber nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß sie die Verbindung zu den wichtigen motorischen Centren des Hintertieres herstellen. Dementsprechend verhalten sich die beiden Systeme auch innerhalb des Nervenringes verschieden, indem die Zellen 47 und 48 nur relativ wenige Verbindungen vermitteln, während die Systeme 46 ein ganz außerordentliches Maß von Verästelung erreichen und allein die Verbindung zwischen so vielen Elementen herstellen, daß man annehmen darf, daß sie schließlich eine Umschaltestation darstellen, durch deren Vermittlung jeder Punkt des gesamten Netzes von jedem andern angesprochen werden kann.

Was zunächst die dorsale Zelle 47 betrifft, so hat sie wohl die einfachsten Aufgaben. Sie ist eine einfache tripolare Zelle, von deren Fortsätzen zwei Verlängerungen des spindelförmigen Zelleibes darstellen, während der dritte, senkrecht dazu entspringende, die ersterwähnte, in den N. dorsalis eintretende Faser darstellt (Texttaf. 2 *N.d*). Die beiden im Ring verbleibenden Fortsätze geben in der dorsalen Region nur einige der bekannten Verbindungsbrücken ab und dienen sichtlich dazu, die Verbindung zu den lateralen und wohl auch ventralen Hauptganglien herzustellen. Den linken Stamm, der in Texttaf. 2 links mit 37 bezeichnet ist, können wir lateralwärts verfolgen und sehen ihn da sich direkt in die Faser 38 von rechts Texttaf. 1 fortsetzen, welche wir sogleich als Hauptbestandteil des lateralen Assoziationssystems kennen lernen werden. Reichere Aufgaben scheint dagegen die entsprechende ventrale Zelle 48 zu haben (Texttaf. 3). Außer dem mit *B* bezeichneten Ast, der senkrecht von der Zelle entspringt und direkt in den Bauchnerven eintritt — in der Figur ist er der Übersichtlichkeit halber oben austretend gezeichnet in Schnitt 38 —, geht die Zelle jederseits in zwei ungleich starke parallele Äste über, von denen die beiden rechten im rekonstruierten Bereiche außer einer Verbindungsbrücke nichts Besonderes zeigen. Die links abgehenden Äste zeigen uns dagegen die Funktion der Zelle, indem sie in verschiedener Weise Verbindungen mit andern Systemen herstellen. So hängt der obere Ast durch verschiedene Gabelungen und Seitenäste mit einer ganzen Reihe von Hauptfasern zusammen (1, 2, 5 von links), die zu den wenigen, die Ventralseite des Ringes glatt durchsetzenden Fasern gehören (die feineren Verbindungsbrücken ausgenommen) und somit die Verbindung zu den Lateralseiten herstellen. Der andre links von der Zelle abgehende Hauptast vermittelt dagegen die Verbindungen in loco. Neben zahlreichen nicht näher verfolgbaren kleinen Ästen — siehe z. B. im Quadrat 23 : 26 — hat er vor allem kräftige Verbindungsfasern zum System der dicken bandartigen Faser 10 von links, die wir gleich als zum lateralen Assoziationssystem gehörig kennen lernen werden. Zwei früher schon einmal erwähnte Fasern, die dicht beieinander entspringen im Quadrat 21 : 20, stellen die Verbindung zum oberen Spaltast der Faser 10 (in 9 : 18) her. Der andre Hauptteil aber trägt zur Bildung der dicken Faser 19 von links bei, die sich an dieser Stelle aus drei Stämmen bildet, von denen der zweite ein Hauptast der Zelle 4 ist. Da die Faser 19 dicht neben der Vereinigungsstelle einen Innervierungspunkt hat, so liegt hier ein Punkt der Kontinuität zwischen motorischer und Assoziationsbahn vor.

Entschieden die kompliziertesten Verhältnisse zeigen aber die beiden symmetrischen lateralen Assoziationszellen 46, deren Aufgabe sichtlich in der Herstellung der Koordination zwischen den einzelnen Elementen des Centrums besteht, eine Art Kommandant in der Nomenklatur Uexkülls. Die beiden Systeme umgreifen den ganzen Ring und dürften jedenfalls auch miteinander in Kontinuität sein. Texttaf. 1 zeigt uns die Zelle 46 der rechten Körperseite. Sie ist im wesentlichen bipolar spindelförmig, und ihre beiden Hauptfortsätze ziehen dorsal wie ventral glatt durch. Den ventral gerichteten können wir mit Sicherheit weiter verfolgen und werden ihn später gesondert betrachten. Der dorsale ist leider nicht sicher zu identifizieren. Wahrscheinlich ist, daß er glatt die Dorsalseite passiert und die halbkreisförmige, geschlossene Verbindung mit dem entsprechenden Ast der symmetrischen linken Zelle herstellt. Der Zelle 46 gehört nun ein System von verschieden dicken Fasern an, das im Querschnittsbild des Ringes sofort hervortritt, da sämtliche Komponenten sich durch charakteristische körnige Struktur wie durch besondere Färbbarkeit auszeichnen. Das System besteht aus den parallelen Fasern 22, 23, 25 und 31 von links, die sowohl untereinander als mit der Zelle 46 in charakteristischer Weise verbunden sind. Am merkwürdigsten ist die Faser 31. Die Faser 23 spaltet sich im Quadrat 31 : 8 in vier Hauptäste auf, von denen drei zur Faser 31 treten und mit ihr verschmelzen. Nunmehr fängt die Faser 31 an, sich in mehrere kleinere zu teilen, die bald wieder miteinander verschmelzen oder sich von neuem gabeln und auf diese Weise einen längsgestreckten Plexus darstellen, der sich in der ganzen Ausdehnung der Seitenlinie erstreckt. In der Texttaf. 1 ist, um die schwierige und unnötige Rekonstruktion dieses Teiles zu vermeiden, dieser Plexus einfach durch weiße Strichelung der Faser 31 angedeutet. Mit diesem Plexus aber ist die Zelle 46 auf das engste verbunden. In der Zeichnung sieht man von ihr vier dicke Fasern herunterziehen. Sie stellen aber nicht das wirkliche Verhalten dar, das sie, da kaum darstellbar, nur repräsentieren. In Wirklichkeit gehen von der Zelle in ihrer ganzen Ausdehnung zahlreiche feine Fäserchen ab in der Art, wie es bereits im ersten Teil angegeben wurde und aus den Querschnitten Textfig. 7 und 15 hervorgeht, in welch letzterer die dem Plexus angehörigen Fasern punktiert sind. Das Verhalten läßt sich am besten mit dem der Myoblasten der Platoden zu ihren contractilen Fibrillen vergleichen. Viele der Fortsätze dürften aber auch in die hier befindlichen feinen neuropilartigen Auffaserungen übergehen. In solcher Weise setzt sich dann der Plexus durch die Seitenregion fort, um schließlich wieder zu einer Faser zu verschmelzen, der Faser 38 von rechts, die, wie schon erwähnt, kontinuierlich in Faser 37 von links Texttaf. 2 übergeht. Die drei andern Fasern des Systems bieten weiter kein Interesse; 12 und 23 von links vereinigen sich im Quadrat 50 : 31 zu einer Faser, sie erscheinen

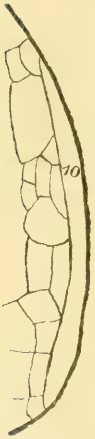


Textfig. 15.

im Bild rechts als 25 und 28 und setzen sich in Texttaf. 2 als 27 und 30 von links fort.

Welche Teile des Centralorgans verbindet nun diese Assoziationszelle miteinander? Zunächst ist hervorzuheben, daß von den Bestandteilen dieses Systems besonders viele der feinen Verbindungsbrücken abgegeben werden. In Texttaf. 1 und 2 zählt man deren nicht weniger als 64, und da kamen doch zweifellos nicht alle zur Beobachtung, so daß sicherlich auf diese Weise das System schon direkte Verbindung mit sämtlichen Fasern der Region hat. Natürlich fehlt es auch nicht an Ästen in die Neuropilteile. Dazu konnten noch zwei direkte stärkere Verbindungen mit motorischen Ganglien nachgewiesen werden. Die eine liegt im Quadrat 31 : 104 der Texttaf. 1, wo einer der Hauptgabeläste der Zelle 21 des Gangl. cephal. subdors. in die Faser 25 von rechts einmündet. Die andre Stelle ist die breite Verbindungsbrücke, die in Texttaf. 2 der Faser des Systems 27 von links ein Teil des Hauptastes 35 von links der Zelle 20 des Gangl. cephal. dors. zuführt (Quadrat 27 : 12). In welcher Weise sich die ventral bzw. lateral weiterziehenden Stämme verhalten, entzieht sich leider meiner Kenntnis.

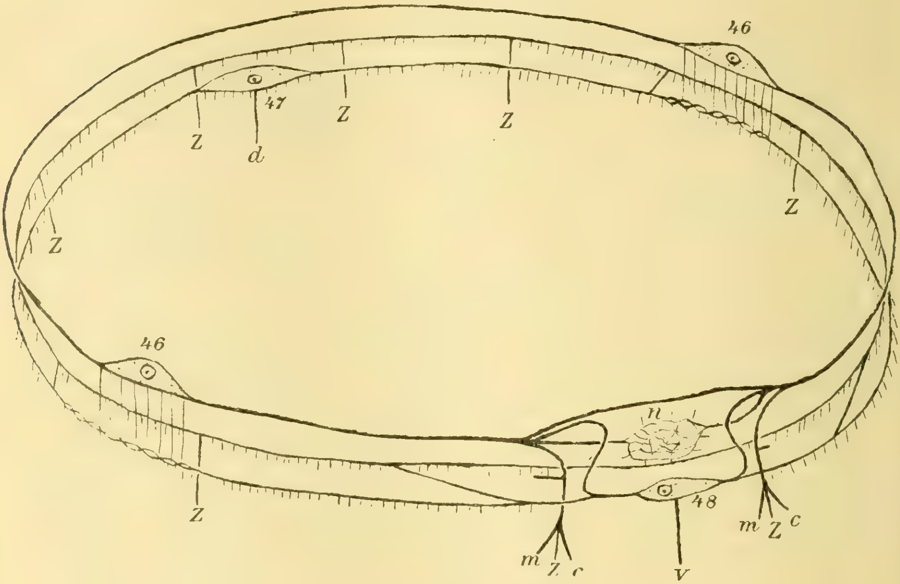
Dagegen läßt sich der direkte Hauptstamm der Zelle 46 (s. Texttaf. 1), wie erwähnt, ventralwärts verfolgen und zeigen in welch bedeutendem Umfang er hier seiner Eigenschaft als Assoziationselement entspricht. Nicht weit vom Zellkörper der Zelle 46 entfernt plattet sich die Faser ziemlich stark ab und schmiegt sich von innen der Hülle des Nervenringes an. So verläuft sie nach der Ventralseite, wo sie sich wieder stark verbreitert und so schließlich zu der mächtigen bandartigen Faser anschwillt, die wir in Texttaf. 3 schon mehrmals als Faser 10 von links kennen lernten. Ihre Lage zeigt nebenstehende Textfig. 16 im Querschnitt, entsprechend Schnitt 2 der Rekonstruktion (10). Ein Blick auf die Texttafel lehrt, daß sie eines der kompliziertesten Verzweigungssysteme dieser Region darstellt. In der Gegend des Haupteintritts der peripheren Nervenfasern in den Ring spaltet sich die Faser in vier Hauptäste (Quadrat 9, 11 : 10, 12), deren jedes zahlreiche Verbindungen vermittelt. Nur ein relativ kleiner Teil von ihnen konnte rekonstruiert werden, und wie das Bild zeigt, entzogen sich sogar relativ dicke Äste häufig der weiteren Verfolgung. Dazu kommt, daß hier, wo sich auf der Texttafel der große leere Raum findet, reichere Neuropilmassen vorhanden sind, in die sich viele Äste des Systems aufsplittern. Betrachten



Textfig. 16.

wir aber, welche Menge von Verbindungen selbst das wenige Rekonstruierte aufweist. Der unterste Ast, der in Schnitt 12 absteigt, nimmt in der Horizontallinie 47 je einen Hauptast der eintretenden Fasern *L* 6, 8, 10 auf und tritt dann in Schnitt 36 als Faser *B* 7 aus. Die Fasern *L* gehören der Commiss. cephal. ventrolateral. an, lassen sich aber leider nicht mit den einzelnen, im ersten Teil beschriebenen Komponenten dieser Commissur identifizieren. Sicher nicht sind es die sensiblen Fasern des N. papill. lat. maj. und nicht die Faser der Comm. ventrodors. ant. sinistra, so daß nur die Fortsätze der den Lateralganglien angehörigen Zellen 30—36 in Betracht kommen. *B* 7 aber ist eine motorische Faser des Bauchnervs.

Der dritte Ast der Faser 10 ist es, der den Hauptteil der Faser fortsetzt. Er überschreitet nach einer Gabelung in zwei Äste die Mittellinie, wobei er zahlreiche Äste in das Neuropil abgibt, und stellt so die Verbindung zur rechten Körperhälfte her. Vorher geht er nun zahlreiche Verbindungen ein. In Schnitt 18 nimmt er die Faser *L* 2 aus der Commiss. cephal. ventrolat. auf; in Schnitt 22 gibt er einen starken Seitenzweig zur Faser 15 von links ab, die ebenfalls aus der Commissur stammt und deren dickste Nervenfaser darstellt, die ihr aus der Commiss. ventrodors. ant. sin. zukommt. Man betrachte nun einmal auf Taf. IV des ersten Teiles das rot gezeichnete System dieser Faser, um zu erkennen, was durch diese eine Verbindung allein mit dem Assoziationssystem zusammenhängt: fünf motorische Fasern des Rückennervs, drei des Bauchnervs, eine des N. subdors. dextr., die Gebiete der Zellen 36 links und 89. An vier Stellen treten sodann Fasern dieses roten Systems in den Nervenring ein, wo sie wieder unendliche neue Verbindungen eingehen. Nun betrachte man aber noch die Verbindungen, die die Faser *L* 7 selbst nach dem Eintritt in den Ring eingeht. In 22 : 33 gabelt sie sich in zwei Hauptäste, deren einer als Faser 15 von links lateralwärts zieht, während der andre in ein reiches Verzweigungssystem übergeht. Wenn wir nur die Hauptäste berücksichtigen, so zeigen diese schon direkten Konnex mit den Zellen 2, 8, 18, den Bauchnervenfasern *B* 4, 8, 15, 19, den Commissurenfasern *L* 13 und *L e* der rechten Seite, dazu Verbindungen zu den beiden Hauptverzweigungsinseln des Bildes usw. Sind diese und alle andern Verbindungen leitend, so ergibt sich da eine Assoziationsmöglichkeit, die schon hier auf so niederer Stufe des Tierreichs das Maß des Begreifbaren übersteigt. Ich kann wohl billig darauf verzichten, in gleicher Weise für alle weiteren Äste des Assoziationssystems die Verbindungen zu besprechen. Sie sind ja leicht auf der Texttafel zu verfolgen, und alle zeigen ja immer und immer wieder dasselbe Prinzip. Wie man sich das aus vier Zellen bestehende Assoziationssystem des Ringes auf Grund obiger Tatsachen wohl vorstellen muß, zeigt untenstehendes Schema Textfig. 17. Jede Faserart ist nur einmal dargestellt, *z* bedeutet Verbindung mit einer Anzahl motorischer Ganglienzellen, *m* solche mit motorischen Nerven, *C* solche mit Commissurennervenfasern, *n* mit dem Neuropil, *v* und *d* sind die dorsalen und ventralen Assoziationsfasern zum Hintertier, die feinen Striche deuten die Verbindungsbrücken zu allen Fasern des Ringes an.



Textfig. 17.

Bei der Art der Innervierung der *Ascaris*-Muskulatur, indem die einzelnen den Längsnerv zusammensetzenden Fasern in verschiedenen Querschnittsebenen ihre Innervierungspunkte haben, läßt es sich sehr wohl vorstellen, daß die Koordination bestimmter Abschnitte für die Pendelbewegungen, ebenso wie die innerhalb eines Querschnittes für die Bohrbewegung, allein durch die Verbindungen des centralen Assoziationssystems erreicht wird. Es scheint aber, daß für diese Funktionen noch besondere Assoziationselemente vorhanden sind. Als solche fasse ich die im ersten Teil beschriebenen Zellen auf, die dem Bauchnerv in seiner ganzen Länge eingelagert sind, und deren vorderste Gruppe, die Zellen 79—91, von uns noch zum Centralorgan gerechnet wurde. Einige dieser Zellen, nämlich die größten, haben den charakteristischen histologischen Bau der Assoziationselemente, wie ihn vor allem im Ring die Zellen 47, 48 zeigen und hier im Gangl. ventr. I die Zellen 86—88. Die absonderliche Art ihrer Verbindungen läßt sie auch ohne weiteres den besprochenen Zellen homologisieren. Näheres über die Gebiete, die sie in Verbindung setzen, vermag ich leider nicht anzugeben. Andre Zellen des gleichen Ganglion stehen aber mit der Ventrolateralcommissur in Verbindung, und es ist so wahrscheinlich, daß hier Assoziationselemente für die Hälfte eines Querschnittes zwischen zwei aufeinander folgenden Commissuren gegeben sind. Die Verbindungen (Zelle 85, 89) sind aber alle schon im ersten Teil besprochen. Hierher ist auch die Zelle 36 jederseits zu rechnen, welche die Verbindung zwischen dem Ventralteil des Nervenringes und der Comm. ventrodors. II. bzw. obliqu. herstellt, wie bereits im ersten Teil Taf. IV abgebildet wurde. Im ganzen also können wir als Assoziationselemente ansprechen die Zellen: 46 (r., l.), 47, 48, 79—91, 36 (r., l.), 35 (r., l.), 43 (r., l.).

3) Motorische Zellen. Alle nunmehr übrig bleibenden Zellen müssen als motorische Elemente aufgefaßt werden. Zwar kann nicht für jede einzelne der Beweis erbracht werden. Die unipolaren Zellen senden ja ihren Fortsatz in den Ring, wo er sich erst gabelt. Liegt nun der Austritt einer motorischen Faser in der Nähe oder ein Innervationspunkt im Ring, so kann die betreffende Faser zur Zelle bezogen werden, andernfalls entzieht sie sich der Bestimmung infolge der Untersuchungsmethode. Dazu kommt, daß bei Wirbellosen überhaupt die motorische Faser nicht einfach wie der Achsencylinderfortsatz der Wirbeltiere hervortritt, daß eine Zelle mehreren motorischen Fasern, eventuell weit von ihrem Körper entfernt, den Ursprung geben kann. Ursprünglich glaubte ich durch die histologische Struktur wie den Zelltypus die motorischen Elemente bestimmen zu können. Die charakteristische Radiärstreifung — Näheres darüber im dritten Teil — kommt ja vorzugsweise den ganz großen Zellen zu, die ja schon von vornherein sich als motorische Elemente präsentieren. Wir können sie aber auch bei zuverlässig sensiblen Elementen nachweisen, so daß die Struktur kein Unterscheidungsmerkmal gibt. Das gleiche gilt für den Zelltypus, indem sich die Annahme, nur die großen Elemente seien motorisch, als irrig erweist. Als zuverlässige Bestimmung motorischer Elemente dürfte wohl nur die gelten können, daß sie mit einer Ausnahme sämtlich dem Typus der direkten oder indirekten Centralzellen angehören, d. h. unipolaren Zellen, die ihren einen Fortsatz geradeswegs oder auf Umwegen zum Nervenring senden. Die einzige Ausnahme bilden die

vier Zellen, die dem Ursprung einer der vier Fasern der Nn. subdorsales und subventrales eingelagert und tripolar sind, nämlich einen Fortsatz in den Ring senden, einen in den motorischen Nerven und einen zu einer sensiblen Verbindung; es sind die eingangs dieser Arbeit besonders besprochenen Zellen 3 (r., l.) und 49 (r., l.). Eben wegen ihrer Beziehung zum Sublateralnerven möchte ich sie als motorisch betrachten, kann es aber nicht ausschließen, daß sie vielleicht doch nur assoziativ sind. Dagegen spricht allerdings, daß ein Hauptgabelast des centralen Fortsatzes der Zelle 3 im Ring alsbald zu einem Innervationspunkt führt. Es ist der in Tab. 3 an der Faser 33 von links markierte Punkt; die Verbindung zur Zelle 3 liegt im Quadrat 39 : 22, und ein weiteres Verfolgen dieser Faser zeigt, daß ihre beiden andern Äste in die zuverlässig motorische dicke Subventralfaser (*Sub.* 1, Schnitt 26) münden. Das centrale Verhalten der Zelle 49 war nicht zu eruieren. Ihr Fortsatz ist die in Texttaf. 1, Schnitt 46 eintretende Faser *Subl. IV.*, die aber nicht weiter verfolgt werden konnte.

Was nun die übrigen motorischen Zellen betrifft, so sind es die sämtlichen Zellen des großen Ganglion cephalicum ventrale, also Zelle 1—15 (r., l.), 16, 17, 18, die Zellen 19, 20 des Gangl. cephal. dors., 21 und 22 (r., l.) des Gangl. cephal. subdors., 23—29 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. int., 30—32 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. int. post., 33—34 (r., l.) der Gangl. ceph. lat. ext. ant. (r., l.), 40—42 (r., l.) der Gangl. ceph. lat. ext. med., 44—45 (r., l.) der Gangl. cephal. lat. ext. post. Also mit den schon besprochenen vier Zellen 3 und 49 (r., l.) gibt es im ganzen 77 motorische Ganglienzellen. Wirft man einen Blick auf die im ersten Teil S. 109 befindliche Tabelle, so ergibt sich, daß nahezu sämtliche dort verzeichneten Zelltypen dabei vertreten sind. Bei den typischen Größen- und Strukturdifferenzen dürfte es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die einzelnen Typen auch einen bestimmten Anteil am Aufbau des Nervensystems nehmen. Ihn festzustellen ist aber mit der eingeschlagenen Methode nicht möglich, die die Abgrenzung der Neuronengebiete nicht darstellen kann, wie es Methylenblau- oder Golgi-Präparate bei kritischer Benutzung vermögen. An diesem Punkt liegt bisher noch die empfindlichste Lücke meiner Untersuchung. Wenn sie auch für die Lösung der prinzipiellen Frage gleichgültig ist, so haftet dadurch der Arbeit eine Unvollständigkeit an, die zu beseitigen mir hoffentlich später einmal gelingen wird.

c. Weitere Tatsachen in ihrer Beziehung zu den Problemen.

Wenn wir nun weiterhin zusehen wollen, was uns die Rekonstruktionen Texttaf. 1—3 über die Grundfragen der Nervenanatomie lehren, so geschieht dies am besten an Hand der bekannten vieldiskutierten Probleme. Es kann dabei keineswegs unsre Aufgabe sein, umfangreiche Literaturbesprechungen einzuschalten; die betreffenden Fragen sind in den letzten Jahren so vielfach in Spezialarbeiten, Vorträgen, Zusammenfassungen und polemischen Schriften diskutiert worden, daß die Fragestellung sowohl, wie die Hauptuntersuchungen, die sich mit ihnen befassen, als bekannt vorausgesetzt werden dürfen. Es sind ja vor allem die Arbeiten von Apáthy, Bethe, Golgi, Held, Kölliker, Lenhossék, Nissl, Ramón y Cajal, Retzius, Schiefferdecker aus neuerer Zeit. Die ältere Literatur findet man mit großer Vollständigkeit zusammengetragen bei Retzius (1890), die neuere wird teils aufbauend, teils polemisch besprochen bei Bethe (1903), Nissl (1903), Schiefferdecker (1906), Apáthy (1907), Retzius (1908) (s. vor allem auch die vortrefflichen Berichte Schiefferdeckers in Schwalbes Jahresbericht).

Von vornherein scheiden für uns hier alle Fragen aus, die sich auf die Neurofibrillen und ihre Bedeutung beziehen. Eine Zeitlang schien es ja, als ob die Frage nach den letzten Zusammenhängen im Nervensystem untrennbar mit der Neurofibrillenfrage verbunden sei. Gerade für unser Objekt hatte ja Apáthy die im ersten Teil wiedergegebene Schilderung gegeben, nach der die letzten Verbindungen nur durch Neurofibrillen bewirkt würden. Auch in seiner Hauptarbeit war seine Darstellung so, daß selbst seine begeistertsten Anhänger daraus entnahmen, daß er die letzten Verbindungen durch nackte Fibrillen bewirkt vorstelle. Neuerdings hat er aber (Apáthy, 1907) mit aller Deutlichkeit erklärt, daß es nach seiner Anschauung keine nackten Fibrillen gebe. Sie seien stets von einer dünnen Schicht Interfibrillärsubstanz umhüllt. Daß er letztere für vom Protoplasma verschieden hält, ist eine histologische Spezialfrage, die uns hier ebensowenig beschäftigt wie das Verhalten der Neurofibrillen. Ob wir von einer dünnen Nervenfaser oder von einer Neurofibrille mit Interfibrillärsubstanz reden, ist für die hier zu behandelnden Probleme der mikroskopischen Anatomie gleichgültig, es sind Probleme der Histologie. Wir können deshalb die wichtigsten Fragen der mikroskopischen Nervenanatomie hier unbekümmert um das erst später zu schildernde Verhalten der Neurofibrillen besprechen.

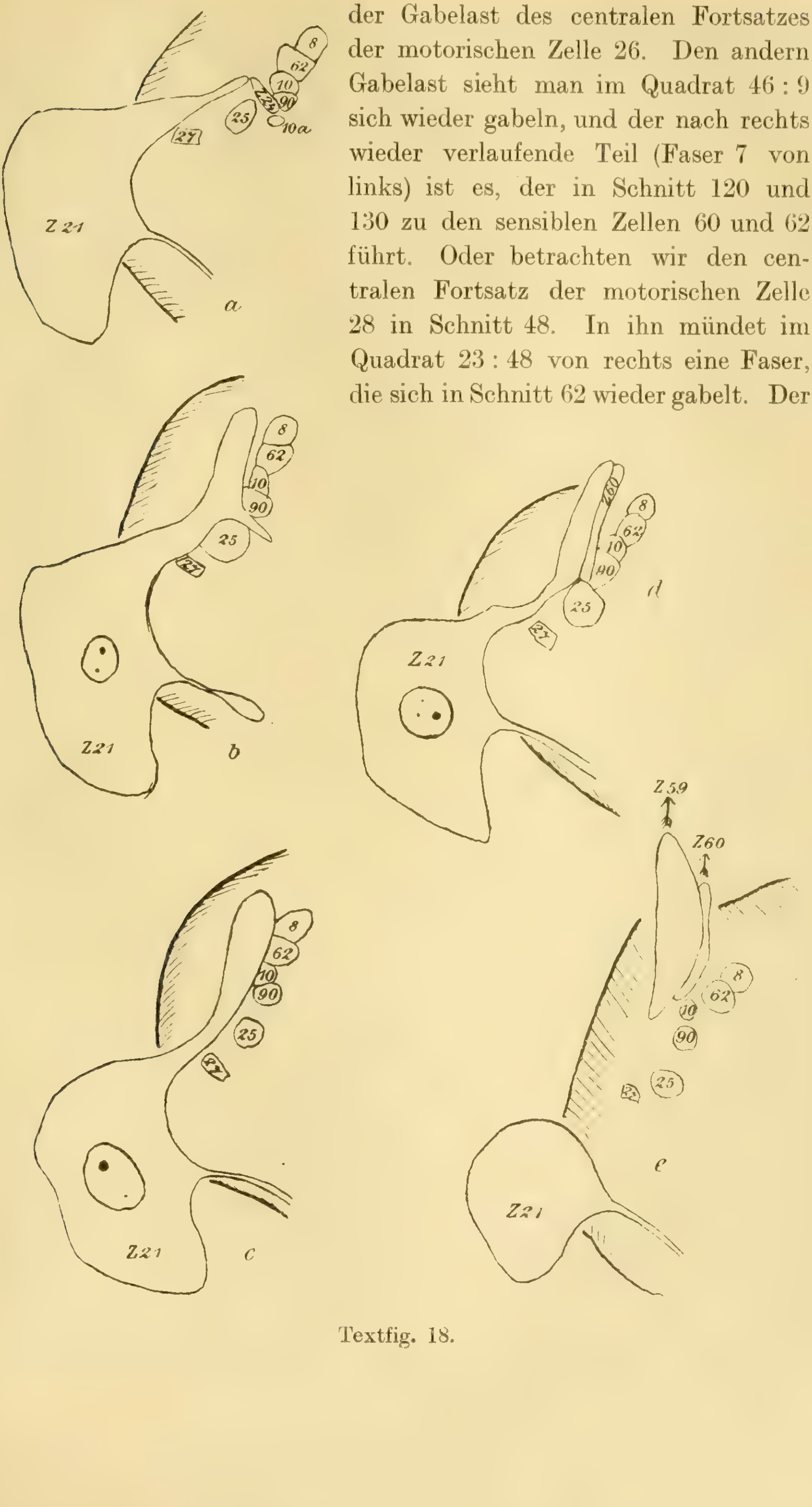
1. Das Kontinuitätsproblem.

Bekanntlich spaltet seit Jahrzehnten die Frage, ob Kontinuität zwischen den einzelnen Elementen des Nervensystems herrscht oder Kontiguität, bloße Berührung an den Grenzen der Neurone, die Neurohistologen in zwei Lager, deren Kontroversen einen bereits unerfreulichen Grad von Heftigkeit erreichten. Die Punkte, an denen vor allem die Entscheidung gesucht wird, sind, wenn wir von den durch die ungeheure Komplikation der Umgebung der Klärung meines Erachtens unzugänglichen Centralorganen der Wirbeltiere mit ihren strittigen Endfüßen, Golgi-Netzen, nervösem Grau absehen, einmal die Plexusbildungen, sodann die markhaltigen Nerven der Wirbeltiere und schließlich das Neuropil der Wirbellosen. Im ersteren Punkte dürfte das Vorkommen von von Zelle zu Zelle kontinuierlichen Netzbildungen wohl nicht mehr zu leugnen sein. Neben den zahlreichen Angaben darüber aus älterer Zeit liegen dafür vor allem die — allerdings nicht unbestritten gebliebenen — Untersuchungen von Apáthy (1897), Bethe (1903) und O. Schultze (1906) vor. Ich selbst habe des öfteren Gelegenheit gehabt, an Macerationspräparaten von Hydroiden (s. auch M. Wolff, 1903), deren Beweiskraft ja unerschütterlich ist, mich von deren Existenz zu überzeugen. Was den zweiten Punkt betrifft, so ist er ja für die Kontinuitätsfrage nicht ausschlaggebend, bzw. nur in dem Falle, daß der Aufbau der peripheren Marknerven aus Zellketten erwiesen wäre. Neuerdings scheinen aber hier die Tatsachen unbedingt für die alte Auswachsungslehre zu sprechen (Dohrn [1907], Held [1906], Harrison [1907]), während in der damit im engsten Zusammenhang stehenden Regenerationsfrage sich die Beobachtungen und Experimente von Bethe (1907), Langley und Anderson (1904), Ramón y Cajal (1905) usw. diametral gegenüberstehen. Die Kontinuitätslehre kann aber natürlich von der Entscheidung zugunsten des Auswachsens in keiner Weise berührt werden. Endlich der dritte Punkt, der entscheidendste von allen, der Bau des Neuropils der Wirbellosen. Die älteren Anschauungen, denen im wesentlichen die Idee der Kontinuität zugrunde lag, finden sich, wie erwähnt, bei Retzius registriert. Letzterer Forscher, dem zweifellos die größte Erfahrung auf dem Gebiet zur Seite steht und der durch die außerordentliche Vielseitigkeit seiner histologischen Studien besonders zu kritischer Betrachtungsweise befähigt erscheint, ist in allen seinen zahlreichen Studien, deren kritisch-polemisches Fazit er erst neuerdings zog (1905, 1908), zum Schluß gelangt, daß das Neuropil, also die Stelle, wo die letzten Verbindungen zwischen den feinen Endästen der Neuronen stattfinden müssen, ein reines Flechtwerk darstellt, zwischen dem niemals Verbindungen stattfinden; die Beziehungen der Enden erfolgen vielmehr durch Kontakt. Der Gegenpol dieser Anschauungen ist in APÁTHY verkörpert, dessen berühmte Untersuchungen — was Freund wie Gegner des Neurofibrillenmonopols anerkennen muß —, abgesehen von der technischen Höhe, die die Entdeckung der Neurofibrillen ermöglichte, eine sicher einzig dastehende Kenntnis des Objekts und Kritik in ihrer Anwendung zeigen. Nach ihm stellt das Neuropil ein diffuses Elementargitter feinster Nervenfäserchen (wenn wir von obiger Richtigstellung bereits Gebrauch machen) dar, in dessen Maschen sich eintretende Fasern auflösen, aus denen austretende hervorgehen. Den gleichen Standpunkt vertritt bekanntlich vor allem BETHE (1898), PRENTISS (1903), nur daß er nichts von einem diffusen Gitter wissen will, sondern einer bestimmten und mehr oder minder beschränkten Zahl von Netzverbindungen. (Auch er spricht ja meist nur von den Fibrillen; nach seiner Mitteilung hat übrigens auch APÁTHY den Ausdruck »diffus« nicht so gemeint, wie er aufgefaßt wird.) Die RETZIUSsche Anschauung wird neuerdings vor allem von RAMÓN Y CAJAL (1905) vertreten.

Schon aus dieser nur andeutenden Übersicht erhellt, daß der Gegenstand, der so viele hervorragende Forscher zu unversöhnlichen Gegensätzen führte, von ganz besonderer Schwierigkeit sein muß. Ein Blick auf ein Neuropilpräparat eines *Hirudo* oder Arthropoden nach den Methoden von EHRLICH, APÁTHY, BETHE, RAMÓN Y CAJAL, zeigt in der Tat, wie schwierig es ist, sich aus der ungeheuren Menge feiner und feinster Fäserchen herauszufinden. Hier bei *Ascaris* haben wir nun ein Objekt, welches relativ mühelos erlaubt, in dieser wichtigsten aller Fragen der Nervenhistologie Stellung zu nehmen. Denn *Ascaris* zeigt, wie aus dem vorhergehenden schon hervorgeht, noch den relativ primitiven Zustand, daß nur ein kleiner Teil der Verbindungen durch das Neuropil vermittelt werden, während mindestens eine ebenso große Rolle die direkte Verbindung vollwertiger, zum Teil ungewöhnlich mächtiger Nervenfasern spielen. Die bisherige Schilderung hat so bereits zur Evidenz erwiesen, daß in den Centralorganen hier vollständige plasmatische Kontinuität herrscht. Die verschiedenen Wege, auf denen diese hergestellt wird, seien hier an weiteren Beispielen betrachtet, wobei zunächst wieder alle Neuropiläste ausgeschaltet seien.

Die einfachste Form der Kontinuität ist die der direkten Brückenbildung zwischen zwei nicht weit voneinander entfernten Ganglienzellen. Abgesehen von den echten Plexusbildungen finden sich solche Fälle besonders in der älteren Literatur hier und da beschrieben, z. B.

von Béla Haller (1889) für *Lumbricus*. (Einige neuere Angaben s. bei Bethe, 1903.) In solchem Maßstab wie hier bei *Ascaris* dürften sie aber wohl selten auftreten. Ein besonders prägnantes Beispiel wurde im ersten Teil für die Zellen 80, 86—88 des Gangl. ventr. I. beschrieben. Andre Fälle sind aus unsern Rekonstruktionen zu entnehmen, wenn auch hier die Brückenstrecken schon etwas länger sind. So sieht man auf Texttaf. 1 die Zelle 29 in Schnitt 2 durch die schon erwähnte dicke Nervenfaser mit Zelle 24 in Schnitt 30 verbunden. Oder der centrale Fortsatz der Zelle 57 in Schnitt 118 oben verläuft quer durch den Ring, geradeswegs in die Zelle 21 unten. Oder in Texttaf. 3 geht der dritte rechte Gabelast der Zelle 3 (Schnitt 24 unten) im Bogen direkt zur Zelle 12 im Schnitt 42, Beispiele, die aus den Abbildungen leicht vermehrt werden können. Betrachten wir gar nun Verbindungen, die auf kleinen Umwegen durch dicke Fasern zwischen zwei Zellen hergestellt werden, so können wir leicht für jede einzelne Zelle sie statuieren. Eine Anzahl von ihnen kam ohnedies im Laufe der Arbeit bereits zur Besprechung, weitere vermag jedermann leicht auf den Texttaf. 1—3 aufzufinden, so daß eine weitere Aufzählung überflüssig ist. Das gleiche gilt schließlich für indirekte Zusammenhänge durch Vermittlung der feinen Verbindungsbrücken oder der Assoziationsfasern. Es wurde ja bereits gezeigt, daß auf diese Weise in letzter Linie alles mit allem zusammenhängt. Die angeführten Beispiele lehren aber auch mit Deutlichkeit, daß die direkten Verbindungen gleichartige wie ungleichartige Zellen miteinander in Beziehung setzen können. So zeigt uns Texttaf. 1 oben rechts direkte Verbindungen zwischen zwei sensiblen Zellen. Der centrale Fortsatz der Zelle 60 verbindet sich im Quadrat 120 : 9 mit der Faser 5, 6 von rechts, die sich in Schnitt 130 als der eine Gabelast des centralen Fortsatzes der ebenfalls sensiblen Zelle 62 erweist. Dasselbe für zwei motorische Zellen zeigte uns bereits Zelle 29 und 24 in Texttaf. 1 und zeigen vielleicht noch schöner die auch demselben Größentypus angehörigen Zellen 9 und 10 des Bauchganglions in Texttaf. 3. Den in Schnitt 48 eintretenden Fortsatz der Zelle 9 sieht man in 50 : 49 sich gabeln, und in die nach rechts weiterlaufende Faser mündet in 54 : 49 die Hälfte des centralen Fortsatzes der Zelle 10 ein. Aber auch für ungleichwertige Zellen trifft das gleiche zu. Das oben angeführte Beispiel der Zellen 57 und 21 zeigte ja den Übergang von einer sensiblen zu einer motorischen Zelle. Das gleiche können wir sehen, wenn wir von Zelle 60 im Schnitt 120 der gleichen Texttafel ausgehen, deren centraler Fortsatz zum großen Teil in die Faser 10 von rechts einmündet. Diese Faser erweist sich aber in Schnitt 68 als der Gabelast des centralen Fortsatzes der motorischen Zelle 26. Den andern Gabelast sieht man im Quadrat 46 : 9 sich wieder gabeln, und der nach rechts wieder verlaufende Teil (Faser 7 von links) ist es, der in Schnitt 120 und 130 zu den sensiblen Zellen 60 und 62 führt. Oder betrachten wir den centralen Fortsatz der motorischen Zelle 28 in Schnitt 48. In ihn mündet im Quadrat 23 : 48 von rechts eine Faser, die sich in Schnitt 62 wieder gabelt. Der



Textfig. 18.

obere Ast führt in Schnitt 64 zur sensiblen Zelle 65, während der untere in Schnitt 58 unten zur Zelle 38, wahrscheinlich einer Assoziationszelle, tritt. Die angeführten Beispiele und alle weiteren aus den Abbildungen zu entnehmenden Tatsachen zeigen also mit absoluter Sicherheit, daß hier im Nervenring zwischen sämtlichen Elementen des Nervenringes auch ohne Vermittlung des Neuropils direkt oder indirekt vollständige Kontinuität herrscht. Die Methode der Rekonstruktion ließe es wohl im einzelnen Fall als möglich erscheinen, daß solche kontinuierliche Verbindungen auf fehlerhafter Arbeit beruhen; die Zahl der Vorkommnisse schließt aber auch wohl für den Skeptiker alle Zweifel aus. Zum Überfluß seien von einer besonders entscheidenden Stelle, die nur in wenigen Schnitten liegt, in Textfig. 18 die einzelnen Schnitte wiedergegeben. Es ist die Verbindung der sensiblen Zelle 57 mit der motorischen Zelle 21 in Texttaf. 1, Schnitt 114—118. Es sind nur die in Betracht kommenden Teile des Schnittes gezeichnet. Schnitt *a* (113 der Rekonstruktion) zeigt die Zelle 21 angeschnitten, ebenso zwei ihrer in den Ring eintretenden Fortsätze; Schnitt *b* zeigt den oberen Fortsatz, mit dem sich die Faser *z* 24 und 10 *a* (Bezeichnung ohne Bedeutung) vereinigt haben (Rekonstruktion Ordinate 31 und 25). Schnitt *c* zeigt den großen Fortsatz ganz getroffen, ebenso noch Schnitt *e*; hier beginnt er bereits nach oben aus dem Ring auszutreten, und neben ihm liegt der hier eintretende Fortsatz der Zelle 60. In den folgenden Schnitten sieht man dann die beiden Fasern austreten. Schnitt *f* = 118 zeigt sie im Moment des Durchtrittes durch die Scheide des Ringes. Den weiteren Verlauf bis zur Zelle 59 brauche ich wohl nicht wiederzugeben, da jede der nach vorn in dieser Region austretenden Fasern zu einer Zelle führt und außerdem diese Faser durch ihre besondere Dicke sich bereits auf den ersten Blick als zu Zelle 59 gehörig erweist.

Dürfen wir nun aus den so erwiesenen Verhältnissen einen Schluß auf die Verbindungen im Neuropil ziehen? Sie aufzulösen ist ja mit der angewandten Methode nicht möglich. Betrachtet man aber die Schnitte durch diese Teile, so zeigen sie nichts andres, als dasselbe Bild im kleinen, das der Querschnitt des ganzen Ringes im großen bietet, dicht gedrängte Querschnitte feinster Fasern, von denen hier und da einige eine andre Verlaufsrichtung einschlagen oder sich gabeln. Ich halte es für gänzlich ausgeschlossen, daß für dicke Fasern und feine Aufteilungen verschiedene Gesetze des Zusammenhanges bestehen sollen und glaube daher, daß die Faserverlaufsbilder unsrer Rekonstruktionen ohne weiteres auch die vergrößerten Verhältnisse im Neuropil darstellen. Wenn wir die Neurofibrillen ganz beiseite lassen, so ist also das, was wir direkt für größere Nervenfasern erwiesen haben, indirekt für die feinsten erschließen müssen, nichts andres als das, was BETHE (1903, S. 44, s. auch 1898, S. 406) folgendermaßen ausdrückt, indem er die Fibrillen in den Vordergrund stellt, für die wir aber ruhig Nervenfasern einsetzen können: »Ein diffuses Gitter oder Netz (in der herkömmlichen Bedeutung des Wortes diffus) liegt nach meiner Meinung nicht vor. Die Fibrillen, welche aus den receptorischen Fasern austreten, gehen nicht sofort an der Austrittsstelle in Netzwerk über, wenn auch an der Austrittsstelle solches vorhanden ist, sondern winden sich häufig auf lange Strecken zwischen Fasern, Fibrillen und Netzwerken hindurch, um sich erst dann zu teilen und mit andern Fibrillen netzige Verbindungen einzugehen. Ebenso verhält es sich mit den Seitenfibrillen der motorischen Elemente. Auf diese Weise tritt immer nur eine beschränkte Anzahl von Fibrillen in nähere Beziehungen, und es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß solche lokale Gitterbildungen manchmal ganz isoliert sind oder nur ganz wenige Verbindungen mit benachbarten Gittern eingehen. Auf irgend einem näheren oder weiteren Wege werden aber wohl schließlich alle Fibrillen eines Ganglions und des gesamten Nervensystems miteinander in Verbindung stehen . . .«

2. Das Neuronenproblem.

Worin das eigentliche Neuronproblem besteht, wie sein Verhältnis zur Kontakttheorie ist und auf welchem Wege die Entscheidung für oder gegen die Richtigkeit der Neuronenlehre zu fällen ist, können wir diesen Abschnitt einleitend nicht besser definieren, als mit den eignen Worten eines der heftigsten Gegner der Neuronenlehre, den Worten NISSLS. Nach Darstellung der zwei ersten Etappen in der Geschichte der Neuronenvorstellung schreibt er (NISSL, 1903, S. 340 ff.)[1]: »Schon WALDEYER hat klipp und klar die Beziehungen der Neuronenlehre zur Kontaktfrage charakterisiert, indem er ausführte, daß die Neuronenlehre nicht aufgegeben zu werden braucht, auch wenn wir mit GOLGI und B. HALLER Nervennetze annehmen würden. Theoretisch hat also der Neuronenbegriff mit der Frage, ob Kontakt oder Kontinuität gar nichts zu tun; letztere Frage bringt lediglich die Anschauungen zum Ausdruck, welche die Art und Weise der Beziehungen der Neurone untereinander betreffen; die eine dieser Anschauungen läßt die Neurone miteinander substantiell verlötet sein; die andre leugnet eine jede substantielle Vereinigung. Praktisch aber liegt die Sache ganz anders. Wie wir gesehen haben, war der Inhalt der Kontaktvorstellung der Gedanke, der in FOREL beim Studium der GOLGIschen Präparate auftauchte, und dessen Weiterführung und Konsequenz diesen Forscher auf die Neuronenhypothese brachte. Und weiterhin steht fest, daß man allgemein die Neuronhypothese stillschweigend als eine erwiesene Tatsache betrachtete, als RAMÓN Y CAJAL die Richtigkeit der Kontaktlehre ad oculos zu demonstrieren vermochte. Selbstverständlich wurden zur Stütze der Neuronenvorstellung noch eine Anzahl andrer Daten genannt: so in erster Linie die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von HIS, ferner eine Anzahl von Arbeiten aus dem Gebiete der vergleichenden Anatomie, endlich die Erfahrungen der Degenerationslehre und die Ergebnisse der GUDDENschen Methode. Nichts ist leichter, als darzutun, daß diese drei Reihen von Daten zwar die Neuronenlehre zu stützen scheinen, niemals aber beweisen können. So wie zurzeit die Sachlage ist, kann die Neuronenvorstellung nur dadurch bewiesen werden, daß man überzeugend zu demonstrieren vermag, daß alle Nervenfasern nur Bestandteile je eines Nervenzellenleibes sind, daß das gesamte Grau, abgesehen von seinen nicht nervösen Bestandteilen, ausschließlich nur aus den Nervenzelleibsfortsätzen je eines Zellindividuums besteht, und daß außer den Nervenzellen und ihren Ausläufern unmöglich noch ein andrer nervöser Bestandteil am Aufbau des Nervensystems teilnimmt. In der Beweisführung dieses Satzes spielt natürlich die Frage, ob die Nervenzellen zueinander im Verhältnis eines Kontaktes oder einer Kontinuität stehen, eine hochwichtige Rolle. Wie kann uns heute jemand von der Richtigkeit der Neuronenlehre überzeugen, als durch den einwandfreien Beweis, daß das Nervöse des Centralorgans Zellen und nur Zellen sind? Die exakte Feststellung der ausschließlich zelligen Natur des Nervösen ist aber nach dem heutigen Stand der Zellenlehre ein äußerst schwieriges Problem. Ist es nicht möglich, den ausschließlich zelligen Charakter des Nervösen dadurch zu beweisen, daß man die einzelnen Bauelemente des Centralorgans als räumlich wohl begrenzte Gebilde feststellt, welche einen Kern enthalten, und von deren kernhaltigen Teilen kurze, lange und sehr lange Ausläufer abgehen, so kenne ich keinen andern Weg, der zum Ziele führt. Trifft diese Auffassung zu, so ergibt sich die selbstverständliche Folgerung, daß die Richtigkeit der Zusammensetzung des Nervensystems aus Neuronen zur Zeit überhaupt nicht exakt bewiesen werden kann, wenn dieselben kontinuierlich untereinander zusammenhängen. Die unzweideutige scharfe örtliche

---

[1] Gesperrte und fett gedruckte Stellen sind hier nicht hervorgehoben.

Abgrenzung der einzelnen Baueinheiten oder, mit andern Worten, das Fehlen von kontinuierlichen Substanzbrücken zwischen ihnen ist demnach die unabweisbare Voraussetzung für denjenigen, der in überzeugender Weise die Richtigkeit der Neuronenlehre beweisen will. Denn wenn die Nervenzellenausläufer nicht blind endigen, sondern mittels Substanzbrücken kontinuierlich ineinander übergehen, so ist er, falls diese Substanzbrücken, wie es an sehr vielen Stellen tatsächlich der Fall ist, einen vielmal größeren, ja zum Teil einen im Verhältnis zu dem winzigen Umfang des kernhaltigen Teiles der Nervenzellen, geradezu unvergleichbar mächtigen Raum einnehmen, nicht berechtigt, ohne weiteres zu behaupten, daß diese gewaltigen Substanzmassen nur die aneinanderstoßenden und an der Verwachsungsstelle miteinander verschmolzenen Zelleibsfortsätze der einzelnen Nervenzellenkörper sind, sondern er muß dem objektiven Befunde Rechnung tragen und zunächst davon ausgehen, daß das nervöse Gewebe sich aufbaut erstens aus Nervenzellen, aus deren unzweideutigen Fortsätzen und zahllosen Nervenfasern, zweitens aber aus Substanzmassen, die zwischen den Nervenzellen und Nervenfasern sich befinden und die z. B. in der menschlichen Hirnrinde nur zu einem Bruchteile aus nicht nervösem Gewebe bestehen. Will er die Richtigkeit der Neuronenlehre beweisen, so muß er mit dem Nachweis beginnen, daß die zwischen den Nervenzellenkörpern befindlichen Substanzmassen sowie die Nervenfasern keine Substanzen sui generis, keine vom Protoplasmaleib der Nervenzellen verschiedene Substanzen sind, sondern wirkliche, wahrhafte Nervenzellensubstanz, welche zu je einer der im Gewebe vorhandenen Nervenzellen gehört.

Man halte Umschau unter den uns heute zur Verfügung stehenden Methoden für die morphologische Analyse des Centralorgans und lege sich einfach die Frage vor, mit Hilfe welcher Methoden wohl am besten die ausschließliche Zusammensetzung des Nervensystems aus Nervenzellen festgestellt werden kann. Wenn wir die einzelnen Präparationsweisen auf ihre Leistungsfähigkeit prüfen und den geschilderten Tatbestand im Auge behalten, so ist die Antwort nicht zweifelhaft: keine einzige Methode reicht für unsern Zweck aus. Auch die Golgische Methode versagt. Wir wissen, daß der Erfinder dieser Methode jahrelang an einem richtigen Netzwerk zwischen den Nervenzellen festgehalten hat. Insbesondere aber beruhen die großen Vorzüge der Silberimprägnierung auf ihrer Launenhaftigkeit. Infolge dieses Umstandes ist es aber ausgeschlossen, die zwischen den Nervenzellen gelegenen Substanzmassen und die zahllosen Nervenfasern, welche wir mit verschiedenen Methoden darzustellen vermögen, mit den entsprechenden Gewebsbestandteilen im Golgischen Präparate sicher und zuverlässig identifizieren zu können. Davon will ich gar nicht sprechen, daß man nicht weiß, was bei der Golgischen Methode sich schwärzt. Tatsächlich besitzen wir also kein Hilfsmittel, um die Richtigkeit der Neuronenvorstellung beweisen zu können.

Jedenfalls sind wir darüber im klaren, daß dieser Umstand die Beziehungen der Neuronenlehre zur Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, nicht ändert. Nach der Definition des Neuronenbegriffes besteht das Wesen desselben in der Vorstellung der Zusammensetzung des Nervensystems aus Nervenzellen und nur aus solchen. Wir haben uns überzeugt, daß der Schöpfer des Neuronenbegriffes sich zwar dafür entschieden hat, daß die Baueinheiten auf dem Wege des Kontaktes miteinander in Beziehung treten, daß er aber doch keineswegs das Prädikat »untereinander anatomisch nicht zusammenhängend« als einen integrierenden Bestandteil der Neuronenvorstellung betrachtet. Geht man davon aus, daß der Neuronenbegriff die bestimmte Antwort auf das wichtigste Problem der Anatomie des Centralorgans in sich schließt, so tritt die untergeordnete Bedeutung der Frage, ob die Neurone im Verhältnis des Kontaktes oder der Kontinuität zueinander stehen, noch schärfer zutage. Eine wesentlich höhere Bedeutung würde der Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, zukommen, wenn gleichzeitig gesagt wäre, wie sich der Kontakt und wie sich die Kontinuität im jeweiligen Falle äußert.

Die an sich untergeordnete Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, erhält mit einem Schlage ein ganz andres Aussehen, wenn nicht der definierte Neuronenbegriff zur Diskussion steht, sondern der Beweis für die Richtigkeit desselben erbracht werden soll. Wie tiefgreifend die Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, in diesem Falle ist, ergibt sich ohne weiteres aus der Tatsache, daß nach dem derzeitigen Stande der Zellenlehre der wissenschaftliche Nachweis für die Richtigkeit des Neuronenbegriffes ausschließlich unter der Voraussetzung erbracht werden kann, daß die Neurone untereinander anatomisch nicht zusammenhängen. Der Umstand, daß wir heute selbst unter der Voraussetzung blind endigender Neurone keine geeigneten Methoden für die Beweisführung besitzen, ändert an der Sachlage nicht das geringste.

Solange sich die derzeitige Sachlage nicht ändert, ist die Frage, ob Kontakt oder Kontinuität, für den bereits definierten Neuronenbegriff gleichgültig und nebensächlich; für die erst zu beweisende

Neuronenvorstellung hat sie zwar praktisch dieselbe Bedeutung, theoretisch aber ist ihre Beantwortung von großer Wichtigkeit. Unter allen Umständen steht fest, daß der Neuronenbegriff und die Kontaktvorstellung zwei grundverschiedene Dinge sind.«

Also die Neuronenlehre ist unabhängig von der Kontaktlehre und ist dann bewiesen, wenn gezeigt wird, daß das Nervensystem aus Nervenzellen und ihren Ausläufern und nur aus ihnen zusammengesetzt wird. Hierfür aber vermag ich den Beweis zu erbringen; allerdings nicht auf die Art, wie Nissl es sich vorstellt, durch eine Methode, die die einzelnen Zellterritorien scharf abgrenzt. Denn im großen und ganzen vermag ich innerhalb des Nervenringes ebenfalls nicht anzugeben, wo ein Neuron aufhört und ein andres anfängt. Immerhin gibt es aber solche Stellen, deren eine, die Grenze zwischen den Gebieten der Zellen 36 und 89, im ersten Teil besprochen wurde. Doch läßt sich diese Stelle nicht ohne weiteres mit der Grenzstelle im Neuropil oder nervösen Grau vergleichen. Auch innerhalb des Ringes gibt es derartige Stellen, die dem Vergleich eher zugänglich sind und wo, in gleicher Weise wie dort, an der Vereinigungsstelle zweier Nervenfasern unvermittelt die charakteristische Struktur der einen in die der andern übergeht. Eine solche liegt z. B. Texttaf. 1, Quadrat 48 : 23, wo eine Neurongrenze zwischen den Zellen 28 und 65 vorliegt. Doch steht mir noch ein Beweismittel zur Verfügung, das wesentlich zuverlässiger ist, sich auf das ganze Nervensystem bezieht und wohl kaum erschüttert werden kann.

Man erinnert sich aus dem ersten Teil dieser Arbeit, daß in dem Centralnervensystem von *Ascaris* genau 162 Ganglienzellen vorhanden sind. Von diesen scheiden für die folgende Betrachtung die 13 Zellen des Ganglion ventrale I, als einem peripheren Nerven eingeschaltet, aus. Wir sind nun in der Lage, sämtliche Zellen des Vorderendes von *Ascaris* einzeln festzulegen, wie ich es in meinen früheren Arbeiten zur Histologie dieses Wurmes tat (Goldschmidt, 1903, 1905, 1906). Wenn wir dabei aus gleich zu ersehenden Gründen Epidermis, Muscularis und Oesophagus fortlassen, so haben wir: 149 Ganglienzellen, 40 Stütz- und Geleitzellen der Lippenpapillen und einige wenige Gliazellen und Isolationszellen, d. h. ungefähr 200 Zellen. Nun ist bekanntlich *Ascaris* ein Tier, das sich dadurch auszeichnet, daß sein Wachstum im wesentlichen nicht durch Zellvermehrung, sondern Zellwachstum erfolgt, so daß das ausgewachsene Tier in seinen meisten Geweben genau ebensoviel Zellen besitzt, wie der reife Embryo. Die Tatsache ist sowohl durch meine histologischen Untersuchungen wie durch die embryologischen zahlreicher Forscher (Boveri, 1899, zur Strassen, 1896) außer jedem Zweifel. Neuerdings hat nun Martini (1906, 1908) dem Gegenstand eine Reihe höchst sorgfältiger Arbeiten gewidmet, in denen er aber auf das Nervensystem keine Rücksicht nahm. Nun findet er aber im Vorderende der Nematodenlarve außer den Zellen, die den von ihm betrachteten Geweben angehören, noch ungefähr 200 Zellen, die sich nur auf die oben erwähnten Gewebe verteilen können. Das ist aber genau die Zahl, die wirklich vorhanden ist — Martini kannte den ersten Teil dieser Arbeit noch nicht —, und somit für jeden mit dem Objekt bekannten der unwiderlegliche Beweis erbracht, daß das ganze Nervensystem nur aus so vielen Zellen seine Entstehung nimmt als zeitlebens auch Ganglienzellen vorhanden sind. Nissls Forderung für den Beweis der Neuronenvorstellung ist somit erfüllt.

Ich brauche wohl nicht besonders hinzuzufügen, daß die histologischen Befunde dem vollständig entsprechen. Denn innerhalb des Nervenringes gibt es außer den vier Assoziationszellen, den vier Hüllzellen des Ringes und zwei lateral, zwei ventral und einer dorsal gelegenen Gliazellen keine Spur irgend eines Zellkernes, der sich meiner Beobachtung unmöglich immer hätte entziehen können. Es bliebe als Einwand gegen meine Beweisführung nur somit möglich, daß ein Nematode etwas ganz andres sei, als ein andres Tier. Es könnte ihn zwar nur jemand erheben, der aus der einseitigen Kenntnis irgend einer kleinen Tiergruppe, z. B. der Säugetiere, heraus das Recht schöpft, dem Gegenstand, den er zufällig beherrscht, eine Sonderstellung einzuräumen. Bekannt ist ja der lächerliche Gegensatz, den zoologisch ungeschulte Neurologen zwischen Wirbeltieren und Wirbellosen konstruieren wollten. Einem solchen Einwand möchte ich von vornherein die folgenden Sätze Bethes (1895, S. 589) entgegensetzen: »Wenn heutzutage Arbeiten über den feineren Bau des Nervensystems irgendwelcher Tiere gemacht werden, so tun das die ernsteren Arbeiter zu dem Zweck, wirklich Aufklärungen über den Bau dieser Gebilde zu geben, auf deren Grundlage es gestattet ist, Schlüsse über ihre physiologische Wirkungsweise zu ziehen, und nicht aus dem Grunde, zierliche Präparate herstellen und abbilden zu können. Diesem Zweck wird man aber am ehesten da folgen können, wo die Organisationsverhältnisse und somit die physiologischen Vorgänge noch möglichst einfacher und primitiver Natur sind und wo das Objekt durch seine Kleinheit und Einfachheit gestattet, große Teile oder gar das ganze Nervensystem mit einem Male zu übersehen. Aus diesem Grunde kommen mir histologische

Arbeiten am Centralnervensystem der Wirbeltiere immer wie eine Sisyphusarbeit vor, welche es auch so lange bleiben wird, als nicht die Hauptprinzipien der Nervenleitung und der Centrenverbindung an niedrigeren und einfacheren Wesen aufgeklärt sind, denn ich bin der festen Überzeugung, daß in den Hauptzügen die anatomischen Verhältnisse und die physiologischen Vorgänge des Nervensystems der wirbellosen Tiere denen der Wirbeltiere ähnlich sind.«

3. Der Reflexbogen.

Die bisherigen Betrachtungen führten bereits an mehreren Stellen dazu, einen ganzen Reflexbogen darzustellen. Hier seien noch weitere Möglichkeiten besprochen und im Zusammenhang gezeigt, welche morphologischen Grundlagen für das Zustandekommen der Reflexe vorliegen. Es sei dabei wieder völlig von dem Neuropil abgesehen, da die Schwierigkeit, es zu analysieren, bisher stets zu Feststellungen mehr allgemeiner Natur an diesem Punkt führte. Da die Kontinuität starker Nervenfasern hier im *Ascaris*-Nervensystem es erlaubt, den Reflexbogen morphologisch festzustellen, so ist ja wohl auch anzunehmen daß der gebahnte Weg physiologisch funktioniert. Auch von den Neurofibrillen kann ruhig abgesehen werden. Sie sind überall in den Nervenfasern vorhanden, und sind sie das Leitende, so gibt zweifellos ihre Anordnung die gleichen Möglichkeiten wie die der sie einschließenden Fasern. Die Receptoren, die den Ausgangspunkt des Bogens bilden, sind die Lippen- und Halspapillen. Ihre sämtlichen Nervenfasern sind vom freien Ende bis zum Nervenring früher genau geschildert worden. Die Effectoren sind die Längsmuskelfasern, die ihre Innervation sich bekanntlich bei den Längsnerven holen, so daß mit der Darstellung der Verbindung zwischen der in den Ring eintretenden sensiblen Faser und der austretenden motorischen Faser der gesamte Reflexbogen tatsächlich vollständig dargestellt ist.

In älterer Zeit glaubte man, daß die Reflexe einfach so zustande kommen, daß die sensible Faser durch das Centralorgan hindurchtritt und einfach in eine motorische übergeht. Die Anschauung erwies sich bekanntlich als irrig. Trotzdem möchte ich glauben, daß ein ähnlicher Vorgang im *Ascaris*-Nervensystem möglich ist. Und zwar möchte ich das für die Reize annehmen, die von dem Lateralsinnesorgan der Unterlippe kommen, die ja durch die elf Nervenfasern des Organs zu den Sinneszellen 68—78 geleitet werden und von da durch die Commiss. cephal. ventrolat. zu dem Nervenring. In ihn treten sie da ein, wo die großen motorischen Bauchnervenfasern austreten. Und da scheint es eine Regel zu sein, daß jede der sensiblen Fasern einen Ast an eine austretende motorische Faser abgibt. Der Rest der Faser macht dann die mannigfachsten Verzweigungen durch, geht aber auch zu einem großen Teil ins Neuropil über. In Texttaf. 3 läßt sich die direkte Verbindung an mehreren Stellen zeigen. In der linken Hälfte sind solche sensible Fasern die Faser *L* 10, die einen Ast an die motorische Bauchnervenfaser *B* 7 abgibt, ebenso *L* 13 zu *B* 4, *L* 14 zu *B* 8, rechts ist es zu sehen von *La* mit *B* 16 und *B* 23, *L e* mit *B* 24, *L f* mit *B* 25, *L g* mit *B* 29. Diese Verbindungen ziehen direkt schräg durch den Ring von der weiter vorn und seitlich eintretenden Sinnesfaser zur hinten austretenden motorischen Faser, und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß nicht auch auf diesem Wege direkt ein Reflex zustande kommen könne. Es wäre das dann das gleiche, was Bethe mit seinem bekannten *Carcinus*-Experiment zu beweisen bezweckte.

Eine zweite Möglichkeit, die ebenfalls in der älteren Literatur eine Rolle spielt, neuerdings aber wohl für ausgeschlossen gilt, ist der direkte Übergang einer sensiblen Faser in eine motorische Zelle. Auch sie ist hier verwirklicht. Ein eklatantes Beispiel dafür haben wir bereits kennen gelernt, der Eintritt des centralen Astes der sensiblen Zelle 57 in die motorische Zelle 21 in Texttaf. 1, Schnitt 116. Ein ähnliches Beispiel finden wir auf der gleichen Tafel, nur mit dem Unterschied, daß nicht die ganze sensible Faser, sondern nur ein Teil von ihr in die motorische Zelle eintritt. In Schnitt 52 tritt von unten die Faser *Z* 39 ein, also der centrale Fortsatz der merkwürdigen collateralen Sinneszelle der Lateralpapille, und dieser vereinigt sich zur Hälfte im Quadrat 62 : 41 mit dem centralen Fortsatz der riesigen motorischen Zelle 37, während die andre Hälfte nicht weiter verfolgt werden konnte. Dieselbe Zelle 39 zeigt uns aber noch eine zweite derartige Verbindung, die bereits auf Taf. IV des ersten Teiles abgebildet ist; denn ihr peripherer Fortsatz tritt ja durch die Commiss. cephal. ventrolateral. post. zum Bauchnerv, gabelt sich hier in zwei Äste, von denen der eine direkt in die Zelle 3 eintritt, die ja die motorische Zelle für die vierte Subventralnervenfaser ist. Verfolgt man übrigens, wohin so der von der Lateralpapille kommende Reiz auf direktem Weg weitergeleitet werden kann, so kommt man ventral auf die erwähnte Sublateralfaser, ferner durch Vermittlung der Zelle 3 (Texttaf. 3) auf die im Ring motorische Faser 33 von links, auf die dicke motorische Subventralfaser *Sub. I*, die motorischen Bauchnervenfasern *B* 2, *B* 3 und das Gesamtgebiet der motorischen Zelle 12 (s. Texttaf. 3). lateral ebenso auf das Gebiet der motorischen Zelle 37, wozu ventral wie lateral die nicht weiter zu verfolgenden Gabeläste samt den feinen Verbindungen kommen.

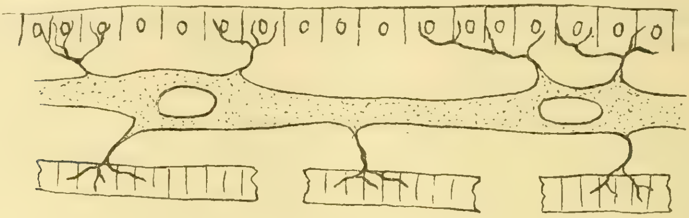
Was die Beteiligung des innerhalb des Ringes liegenden Assoziationsystems beim Zustandekommen des Reflexes betrifft, so halte ich es für sehr unwahrscheinlich, daß es irgendwie zwischen sensible und motorische Bahn eingeschaltet sein sollte, möchte es vielmehr ausschließlich mit der motorischen Koordination in Zusammenhang bringen. Nur an einer Stelle habe ich eine direkte Beziehung einer sensiblen Faser zu diesem System feststellen können. In Texttaf. 1, Schnitt 32 tritt von oben der centrale Fortsatz der Sinneszelle 66 ein und mündet dann im Quadrat 32 : 47 direkt in den Plexus des Assoziationssystems ein. Ich muß dem aber zufügen, daß die Faser nach Eintritt in den Ring sehr dünn wird, so daß eine Täuschung gar nicht ausgeschlossen ist und in Wirklichkeit eine Auffaserung in das Neuropil vorliegt. Soweit ich sehen kann, scheint das Zusammenwirken mehrerer sensibler Elemente direkt durch Kontinuität ihrer centralen Fortsätze gewährleistet zu sein. So wurde bereits der Zusammenhang der Sinneszellen 60 u. 62 (Texttaf. 1, Schnitt 120, 130) durch die Faser 5, 6 von rechts besprochen. Das gleiche läßt sich für die Zellen 61 und 65 nachweisen. Der centrale Fortsatz von 65 gibt im Qudrat 62 : 27 derselben Tabelle einen Ast ab, der sich **T**-förmig gabelt. Der nach rechts verlaufende Teil mündet dann im Schnitt 128 in die Faser 19 von rechts, d. h. den centralen Fortsatz der sensiblen Zelle 61.

V. Vergleichend Morphologisches.

An verschiedenen Stellen der vorstehenden Schilderung wurden bereits die Tatsachen zu einigen neurologischen Problemen in Beziehung gesetzt. Es läge nahe, nunmehr das Gesamtresultat zu ziehen, doch möchte ich das bis zum Schluß des dritten Teiles verschieben, da es ja nicht angängig ist, von der Neurofibrillenfrage, Ganglienzellenstruktur, Bedeutung der Golgi-Netze usw. abzusehen. Auch eine Vergleichung der morphologischen Befunde mit den Grundergebnissen der Nervenphysiologie sei bis dahin verschoben: daß es sich dabei vor allem um eine Bezugnahme auf den Vorstellungskreis Uexkülls (1903, 1905) handeln wird, ist ohnedies nicht schwer zu erraten. Hier sei zum Schluß nur noch skizziert, wie man etwa den histologischen Aufbau des *Ascaris*-Nervensystems zu dem andrer Tiergruppen in Beziehung setzen muß.

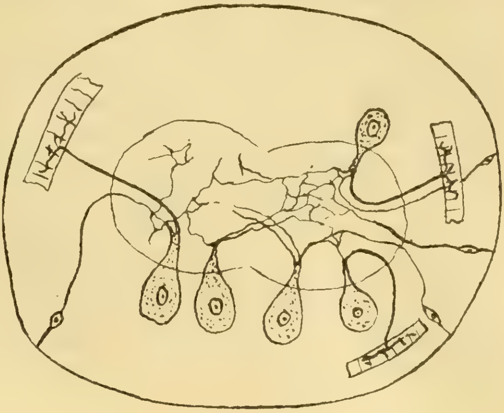
Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß der primitivste Typus von Nervensystem der vor allem bei den Cölenteraten vorhandene einfache

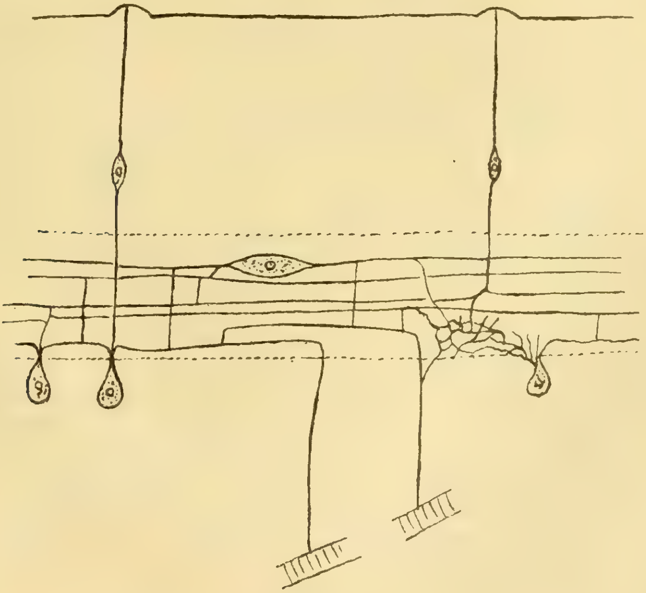
Plexus ist, in dem mittelbar alles mit allem verbunden ist, und zwar durch breite Brücken von Zelle zu Zelle. Schematisch ist dieser Zustand in Textfig. 19 im Anschluß an Bethe wiedergegeben, und zwar unter ausschließlicher Berücksichtigung der Nervenfasern unabhängig von deren Inhalt. Es ist schwer zu sagen, ob dieser Plexus von Anfang an diffus ist, oder ob nicht schon auf den einfachsten Zuständen bestimmte Verbindungen zwischen bestimmten nicht nebeneinander liegenden Zellen eine Art von Leitungsbahnen repräsentieren (s. darüber Bethes Versuche an Medusen). Jedenfalls aber muß postuliert werden,



Textfig. 19.

daß der Übergang zu einer etwas höheren Stufe des Nervensystems, darin besteht, daß sich innerhalb des Plexus einige bestimmte längere Bahnen ausbilden und so bestimmte Teile in direkte Beziehung zueinander setzen. Die höhere Organisation der Tiere bringt nun bekanntlich Nervencentren zur Entstehung, d. h. zwischen Receptoren und Effectoren wird ein räumlich zusammengedrängtes nervöses Organ eingeschoben, in dem alle die notwendigen, bestimmten Verbindungen vor sich gehen, die die morphologische Grundlage für die Reflexe, ihre Koordination usw. bilden. Je höher das Tier, je komplizierter seine Sinnesorgane und seine Reaktionen, um so größer muß auch die Zahl der in bestimmten Bahnen verlaufenden Verbindungsmöglichkeiten sein. Die einzelnen oder wenigen Nervenfasern, die im primitiven oder auch schon etwas differenzierten Plexus die einzelnen Nervenzellen miteinander verbinden, müssen sich immer weiter aufteilen, um die mit der höheren Inanspruchnahme notwendigen zahlreicheren Verbindungen nah und fern zu bewerkstelligen. Daß dem bei einigermaßen steigenden Ansprüchen die breiten Bahnen, die Nervenfasern, nicht mehr genügen können, ist klar, und so werden die Verbindungen in immer feinere und immer zahlreichere feinste Ästchen verlegt. Ihre Gesamtheit aber nennt man die Leydigsche Punktsukstanz oder das Neuropil. Schon auf sehr niederer Stufe der tierischen Organisation, den Gliederwürmern, sind so die wesentlichen Verbindungen ins Neuropil verlegt. Textfig. 20 gibt dies schematisch, mit Anlehnung an Bethe unter den gleichen Veränderungen wieder. Zwischen diesen beiden Zuständen aber vermittelt das Nervensystem von *Ascaris* und gibt uns dadurch die Möglichkeit, auch den höheren Zustand besser zu begreifen. *Ascaris* hat, wohl teils als primitives Merkmal, teils eine Folge seiner geringen Zellzahl und Reflexarmut, in seinem Nervensystem im großen noch den Charakter des Plexus mit breiten Brücken von Zelle zu Zelle. Der Plexus ist aber nicht mehr diffus,


Textfig. 20.


Textfig. 21.

sondern durch die Ausbildung eines Centralorgans bereits auf die höhere Stufe der bestimmten Verbindungen und langen Bahnen gehoben. Die Verbindungen zeigen noch ihre primitive Form, indem sie mehr oder minder breite Brücken darstellen, zeigen aber auch bereits den höheren Zustand, indem sie durch komplizierte Aufteilung der Zellfortsätze und deren genau festgelegte Vereinigung untereinander im groben das Prinzip aufzeigen, nach dem im feinen die Verbindungen im Neuropil vor sich gehen müssen. Das ist es, was meiner Ansicht nach das *Ascaris*-Nervensystem so instruktiv gestaltet. Aber schon ist auch ein Schritt zur höheren Stufe geschehen, indem zu dem groben System von Verbindungen, das also schon auf dieser niederen Stufe nicht ausreicht, noch ein System feiner Verästelungen, im Neuropil, wenn auch nur in bescheidenem Maß, hinzutritt. Textfigur 21 stellt diese Verhältnisse in einem entsprechenden Schema dar, das sich ohne weiteres auf die bisherige Schilderung der Tatsachen beziehen läßt.

München, im September 1908.

Zitierte Literatur.

v. Apáthy, St. (1897), Das leitende Element des Nervensystems usw. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.

— (1907), Bemerkungen zu den Ergebnissen Ramón y Cajals hinsichtlich der feineren Beschaffenheit des Nervensystems. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907.

Bethe, A. (1895), Studien über das Nervensystem von Carcinus maenas usw. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIV.

— (1897, 1898), Das Centralnervensystem von Carcinus maenas. Ibid. Bd. L, LI.

— (1903), Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, S. Thieme.

— (1907), Neue Versuche über die Regeneration der Nervenfasern. Arch. ges. Physiol. Bd. CXVI.

Boveri, Th. (1899), Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupffer, Jena.

Deineka, D. (1908), Das Nervensystem v. Ascaris. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX.

Dohrn, A. (1907), Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers 25. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVIII.

Goldschmidt, R. (1903), Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XVIII.

— (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histol. Unters. an Nemat. II.) Zool. Jahrb. Bd. XXI.

— (1906), Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.

— (1908), Das Nervensystem von Ascaris. I. Diese Zeitschr. Bd. XC.

HALLER, B. (1889), Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arb. Zool. Inst. Wien 1889.

HARRISON, R. S. (1907), Experiments in transplanting limbs etc. Journ. exp. Zool. Vol. IV.

— (1907), Observations on the living developing nerve fiber. Proc. Soc. experim. Biol. Med. Vol. IV.

HELD, H. (1906), Zur Histogenese der Nervenleitung. Verh. Anat. Ges. 1906.

LANGLEY u. ANDERSON (1904), On autogenetic regeneration in the nerves of the limbs. Journ. Phys. Cambridge. Vol. XXXI.

MARTINI, E. (1906, 1908), Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I u. II. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI u. XCI.

NISSL, F. (1903), Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena, Fischer.

PRENTISS, C. W. (1903), Über die Fibrillengitter in dem Neuropil von Hirudo und Astacus. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII.

RAMÓN Y CAJAL (1905), Une méthode simple pour la coloration etc. Bibliogr. anat. Vol. XIV.

— (1905), Mecanismo de la regeneración de los nervios. Trab. lab. invest. biol. Univ. Madrid. Vol. IV.

G. RETZIUS (1890), Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biol. Unters. N. F. Bd. I.

— (1905), Punktsubstanz, »Nervöses Grau« und Neuronenlehre. Biol. Unters. N. F. Bd. XII.

— (1908), The principles of the minute structure of the Nervous system as revealed by recent Investigations. Proc. R. Soc. Vol. LXXX.

SCHIEFFERDECKER, P. (1906), Neurone und Neuronenbahnen. Leipzig.

SCHULTZE, O. (1906), Zur Histogenese der peripheren Nervenfasern. Verh. anat. Ges. 1906.

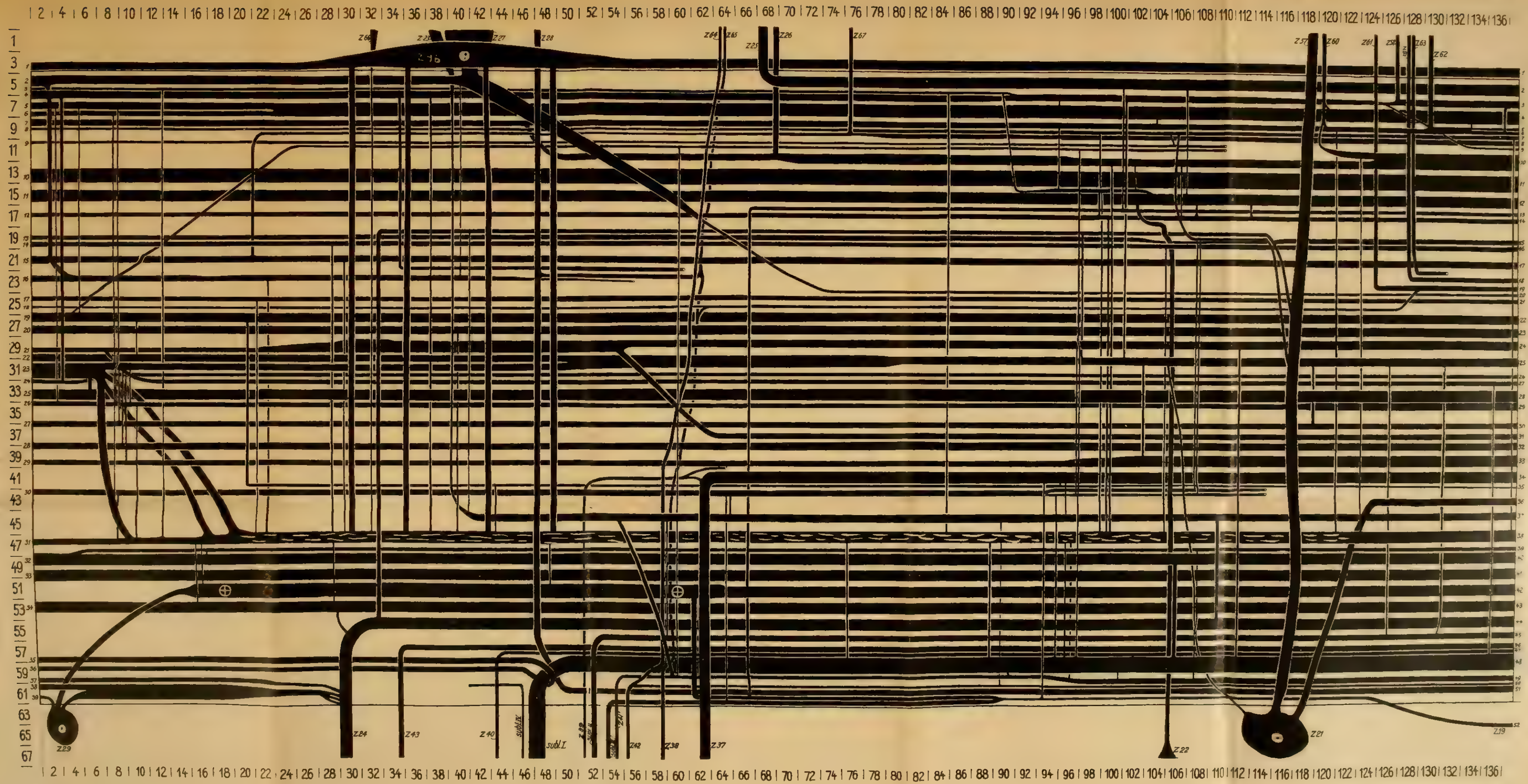
ZUR STRASSEN, O. L. (1896), Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. Entwicklungsmech. Bd. III.

VON UEXKÜLL, J. (1903), Studien über den Tonus. I. Zeitschr. f. Biol. Bd. XLIV.

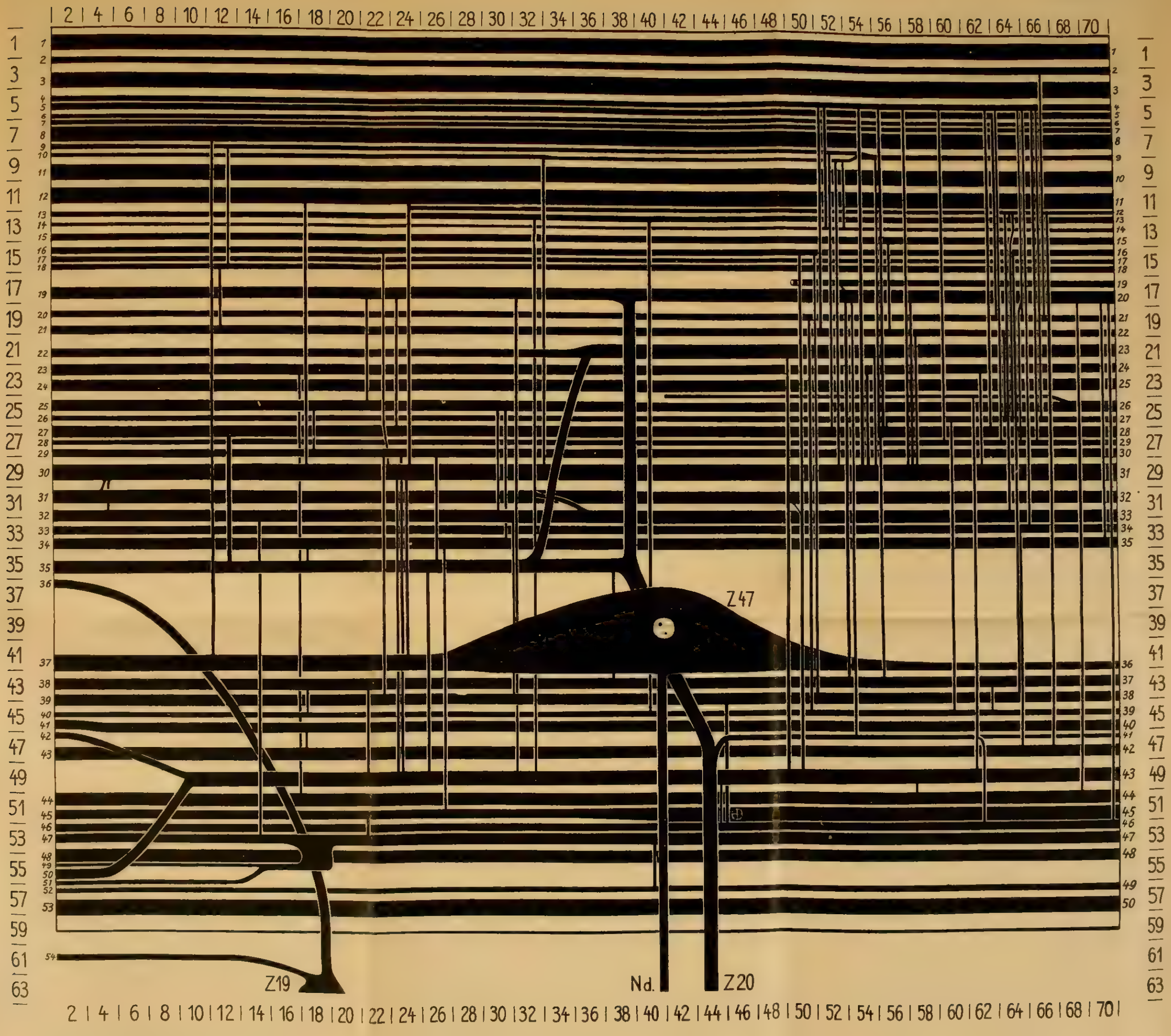
— (1905), Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Wiesbaden, Bergmann.

WOLFF, M. (1903), Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. allg. Phys. Bd. III.

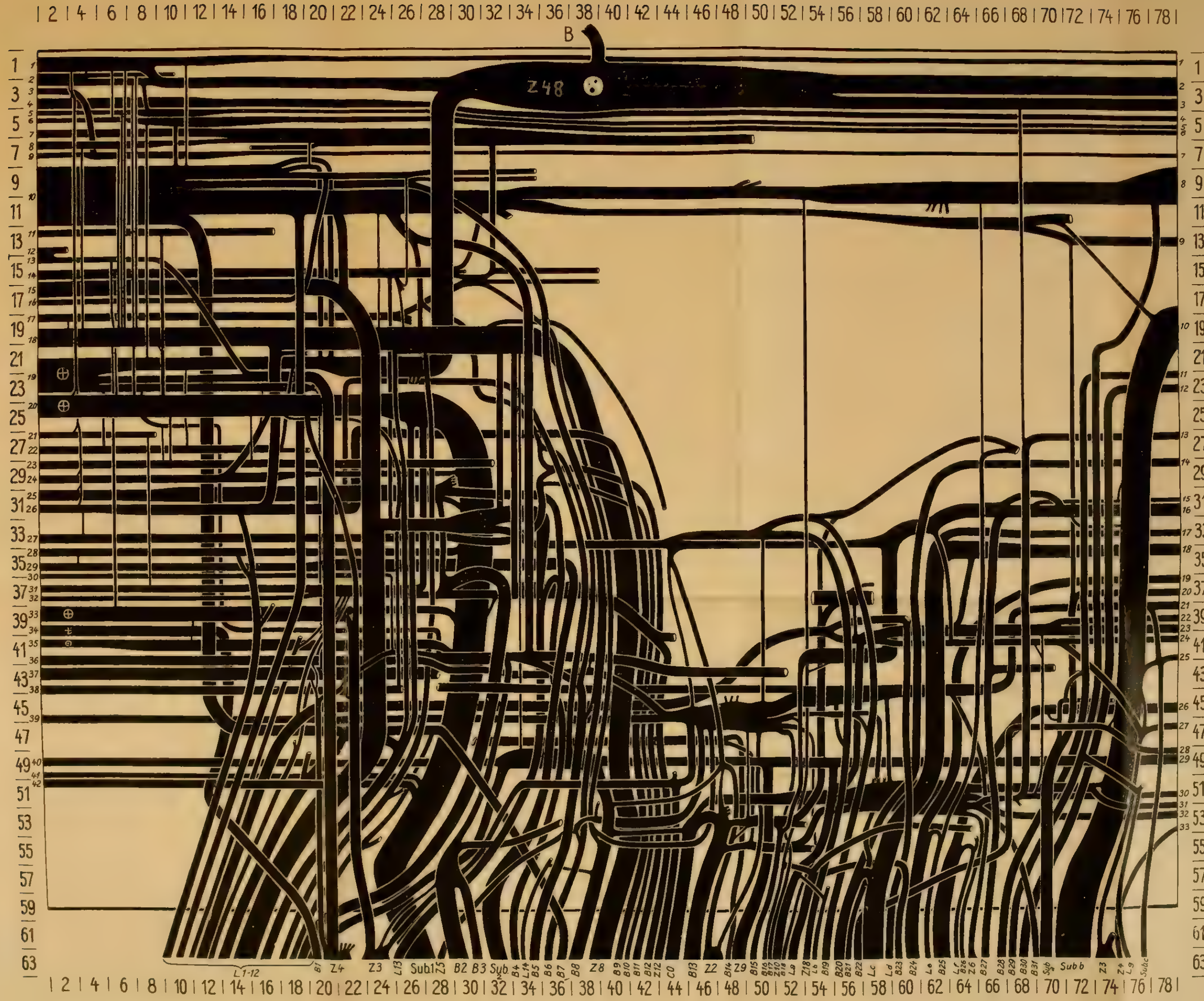
Texttafel 1.


Z 66
Z 23
Z 27
Z 28
Z 46
Z 64
Z 65
Z 25
Z 26
Z 67
Z 57
Z 60
Z 61
Z 58
Z 59
Z 63
Z 62
Z 29
Z 24
Z 43
Z 40
subl. IV
subl. I
Z 39
subl. II
Z 41
Z 42
Z 38
Z 37
Z 22
Z 21
Z 19

Texttafel 2.



2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22 24 26 28 30 32 34 36 38 40 42 44 46 48 50 52 54 56 58 60 62 64 66 68 70
1 3 5 7 9 11 13 15 17 19 21 23 25 27 29 31 33 35 37 39 41 43 45 47 49 51 53 55 57 59 61 63
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50
Z47
Z19
Nd.
Z20


B
Z48
L1-12
B1
Z4
Z3
L13
Sub1
Z5
B2
B3
Sub2
B4
L14
B5
B6
B7
B8
Z8
B9
B10
B11
B12
Z12
CO
B13
Z2
B14
Z9
B15
B16
B17
Z10
B18
La
Z18
Lb
B19
B20
B21
B22
Lc
Ld
B23
B24
Le
B25
Lf
B26
Z6
B27
B28
B29
B30
B31
Sub2
Subb
Z3
Z4
Lg
Subc

Beiträge zur Kenntnis der Parietalorgane der Saurier.

Von

Dr. Wilhelm J. Schmidt.

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut Bonn.)

Mit Tafel XIX und 23 Figuren im Text.

SPENCER (1886) ist bis jetzt der einzige Forscher geblieben, der eine größere Zahl von Sauriern, nämlich 29 Arten, auf das Vorhandensein und den Bau des Scheitelauges geprüft hat; die zahlreichen späteren Arbeiten über diesen Gegenstand vertiefen unsre Kenntnisse von der Entwicklung und Histologie dieses Organs, beschränken sich aber auf wenige Formen, als die vor allem *Hatteria*, *Iguana*, *Anguis*, *Lacerta* und einige Geckoniden zu nennen sind. Da nun von SPENCER trotz seines reichen Materials manche Familien unberücksichtigt blieben, so habe ich eine gößere Zahl von Formen untersucht. Dabei bin ich auf manche interessante Einzelheiten gestoßen, die auch vielleicht geeignet sind, hier und da das Verständnis dieses trotz vielfacher Bearbeitung rätselhaften Gebildes zu erweitern. Noch bedürfen die Fragen nach der einfachen oder paarigen Anlage des Parietalauges, nach seiner Beziehung zur Epiphyse, nach der Richtung, in welcher die Fasern des Parietalnerven wachsen, ob vom Gehirn zum Organ, oder umgekehrt, weiterer Klärung.

Außer dem Scheitelauge habe ich auch die übrigen Teile des Zwischenhirndaches, vor allem die Epiphyse, in den Rahmen der Untersuchung hineingezogen. Sie ist am meisten von allen Anhängen des Zwischenhirndaches untersucht worden, und zwar einmal, weil sie mit dem Parietalauge entwicklungsgeschichtlich in enger Beziehung steht, dann aber, weil sie den bei weitem auffälligsten, massivsten Teil der Zwischenhirndecke darstellt; die übrigen, dünnwandigen, reich mit Blutgefäßen versorgten, vornehmlich ependymatösen Teile (Dorsalsack, Velum, Paraphysis) wurden ehemals weniger berücksichtigt, kurzweg als Plexus abgetan, bis BURKHARDTS Untersuchungen (1894,

S. 324) zeigten, daß diese eigenartigen Faltungen eine auffällige Konstanz in der Wirbeltierreihe zeigen, die man bei einem in seiner Größe so wenig hervortretenden und daher anscheinend unbedeutenden Hirnteil nicht erwarten sollte. Die weitgehende Übereinstimmung dieser Gebilde bei den verschiedenen Wirbeltierklassen charakterisiert sie als primitive Bildungen. »Sie werden für die vergleichende Anatomie des Centralnervensystems dieselbe Wichtigkeit erreichen, welche der Knorpel für die vergleichende Anatomie des Schädels besitzt.« (BURKHARDT.)

Zusammenfassend bezeichnet man neuerdings Parietalauge, Epiphysis (Pinealorgan) und Dorsalsack als Parietalorgane in weiterem Sinne.

In betreff der reichen Literatur habe ich mich auf das Notwendige beschränkt, da dieselbe schon mehrmals, zuletzt in STUDNIČKAS (1905) trefflicher Arbeit, eine ausführliche und kritische Behandlung gefunden hat.

Das für die folgenden Untersuchungen benutzte Material wurde mir größtenteils vom SENCKENBERGischen Museum in Frankfurt a. M. überwiesen, dessen Leitung ich auch hier aufrichtigen Dank sage; ferner unterstützten mich Herr Professor KÖNIG in Bonn und Herr Geheimrat SPENGEL in Gießen durch Überlassung wertvoller Formen; auch diesen Herren danke ich verbindlichst.

Dieses Material war in Alkohol konserviert und fast immer für das Studium der morphologischen Verhältnisse ausreichend gut erhalten. Für feinere histologische Untersuchungen ließ es natürlich öfter im Stich, so daß ich mich vornehmlich auf die Morphologie beschränken mußte. Indessen besaß ich auch einiges von mir selbst für histologische Zwecke mit Sublimat, Eisessig-Sublimat, Alkohol-Sublimat und Chrom-Osmium-Essigsäure fixiertes Material von *Lacerta* und *Chalcides tridactylus*.

Zum Entkalken der Köpfe erwachsener Tiere wurde eine Mischung von 5—10 Teilen chemisch reiner Salpetersäure auf 100 Volumteile 95%igen Alkohol benutzt. Bei mehrfachem Wechseln entkalkte diese Flüssigkeit kleinere Köpfe schonend in einigen Tagen. Nach dem Entkalken kamen die Objekte in reinen 95%igen Alkohol, dem präzipitiertes Calciumcarbonat zugesetzt war, um die überschüssige Säure zu entfernen; dann wurden sie in absolutem Alkohol entwässert, durch Benzol in Paraffin übergeführt und hierin eingebettet.

Mit ganz wenigen Ausnahmen fertigte ich Sagittalschnitte an; brauchbare Schnitte dieser Art setzen zwar eine sehr genaue Orientierung des Objekts beim Schneiden voraus, liefern aber auch Bilder, die denen von Querschnitten an Klarheit und Übersichtlichkeit weitaus vorzuziehen sind, vor allem, wenn von einer Form nur wenige Exemplare zur Verfügung stehen. Die Schnittdicke betrug je nach der Größe des Objektes 10—30 μ, bei kleineren Embryonen 5 μ. Gefärbt wurden die Schnitte meist mit Delafields Hämatoxylin, aber auch mit Thionin und Eisenhämatoxylin; hin und wieder kamen mit diesen Kernfarben Säurefuchsin, Eosin, Orange G. in Anwendung. Die Golgische Chromsilbermethode habe ich an frischem Material vergeblich für das Studium der Nervenhistologie des Scheitelauges versucht.

Zunächst gebe ich im folgenden Verzeichnis eine Zusammenstellung der Saurierformen (einschließlich Rhynchocephalen), von denen nunmehr Beobachtungen über die Parietalorgane vorliegen. Von mir zum erstenmal untersuchte Arten sind mit *, von mir nachgeprüfte Species mit ! versehen[1].

Hatteriidae.

1) *Sphenodon punctatus* Gray.

Geckonidae.

1) *Hemidactylus mabuia* (Mor.).
2) » *turcicus* (L.).
3) *Gehyra oceanica* (Less.).
4) *Gecko verticillatus* Laur.
!5) *Tarentola mauritanica* (L.).
*6) *Tarentola annularis* (Geoffr.).
*7) » *delalandei* (D. B.).
*8) » *neglecta* Strauch.
*9) *Phelsuma madagascariense* Gray.

Agamidae.

!1) *Draco volans* L.
2) *Ceratophora aspera* Gthr.
3) *Lyriocephalus scutatus* L.
4) *Calotes versicolor* (Daud.).
5) » *ophiomachus* (Merr.).
*6) » *cristatellus* (Kuhl.).
*7) *Agama sanguinolenta* (Pall.).
8) » *bibroni* (Dum.).
*9) *Agama inermis* Reuss.
10) *Agama hispida* (L.).
!11) » *caucasica* (Eichw.).
12) *Phrynocephalus vlangalii* Str.
13) *Amphibolurus muricatus* (White).
14) *Amphibolurus barbatus* (Cuv.).
15) *Moloch horridus* Gray.
*16) *Uromastix acanthinurus* Bell.

---

[1] Wo sich die Angaben über die einzelnen Arten in der Literatur vorfinden, ist im folgenden bei der Besprechung der einzelnen Familien nachzusehen, sofern sie von mir untersuchte Vertreter umfassen; die übrigen Species habe ich nach Studnicka: » Parietalorgane « (siehe Literaturverzeichnis) zusammengestellt. — Die Nomenklatur richtet sich nach dem Katalog der Reptiliensammlung des Senckenbergischen Museums zu Frankfurt a. M., dessen Anordnung an Hand der Kataloge des British Museum geschah.

Iguanidae.

1) *Anolis* sp.
*2) » *cristatellus* D. B.
3) *Liolaemus nitidus* Wiegm.
4) » *tenuis* (D. B.).
5) *Uraniscodon umbra* (L.).
6) *Iguana tuberculata* Laur.
7) *Uta stansburiana* B. G.
8) *Sceloporus undulatus* (Daud.).
9) » *striatus.*
10) *Phrynosoma orbiculare* (L.).
11) » *coronatum* Blainv.
12) » *douglasii* Bell.
*13) *Hoplurus sebae* D. B.
14) *Phymaturus palluma* Gray.

Anguidae.

1) *Anguis fragilis* L.
2) *Pseudopus pallasii* L.

Varanidae.

1) *Varanus griseus* Daud.
2) » *nebulosus* Gray.
3) *Varanus giganteus* Gray.
4) » *bengalensis* Daud.

Tejidae.

1) *Tupinambis tejuixin* (L.).
2) *Ameiva corvina* Cope.

Lacertidae.

*1) *Tachydromus septemtrionalis* Gthr.
!2) *Lacerta ocellata* Daud. [versch. Varietäten].
3) » *viridis* Laur.
!4) » *agilis* L.
!5) » *vivipara* Jacq.
6) » *muralis* (Laur.) [versch. Varietäten].
*7) » *dugesi* Miln. Edw.
*8) » *galloti* D. B.
*9) *Psammodromus algirus* (L.).
*10) *Acanthodactylus vulgaris* D.B. var. *lineomaculata* D. B.
*11) *Acanthodactylus boskianus* (Daud.).
*12) *Acanthodactylus scutellatus* (Aud.)
*13) *Ophiops occidentalis* Blgr.
*14) » *elegans* Mén.
*15) *Eremias guttulata* (Licht.).
*16) » *arguta* (Pall.).
*17) » *velox* (Pall.).

Gerrhosauridae.

*1) *Gerrhosaurus nigrolineatus* Hallow.
*2) *Zonosaurus madagascariensis* Gray.

Scincidae.

!1) *Tiliqua gigas* (Schneid.).
*2) *Mabuia multicarinata* (Gray).
*3) *Mabuia quinquetaeniata* (Licht.).

*4) *Mabuia elegans* (Peters).
*5) *Lygosoma* (*Keneuxia*) *smaragdinum* (Less.).
6) *Lygosoma* (*Hinulia*) *taeniolatum* (White).
* 7) *Eumeces schneideri* (Daud.).
8) *Scincus officinalis* Laur.
! 9) *Chalcides ocellatus* (Forsk.).
!10) » *tridactylus* Laur.

Anelytropidae.

*1) *Voeltzkowia mira* Bttgr.

Chamaeleontidae.

1) *Chamaeleo vulgaris* Daud.
*2) » *gracilis* Hallow.
*3) *Chamaeleo pardalis* Cuv.
*4) *Brookesia stumpfi* Bttgr.

Wie aus dieser Zusammenstellung ersichtlich ist, beträgt die Gesamtsumme aller nunmehr von den verschiedensten Forschern auf die Parietalorgane mehr oder minder genau untersuchten Formen 82. Davon sind in der vorliegenden Arbeit zum erstenmal untersucht 31 Arten, während 9 Species nachgeprüft wurden; es sind darunter zwei neue Familien, die Gerrhosauriden und Anelytropiden; aber auch jetzt konnten einige Saurierfamilien leider immer noch nicht auf die Scheitelorgane geprüft werden.

Die von mir untersuchten Formen gehören den Familien der Geckoniden, Agamiden, Iguaniden, Lacertiden, Gerrhosauriden, Scinciden, Anelytropiden und Chamaeleontiden an. Es folgen nunmehr die an ihnen gemachten Befunde.

Geckonidae.

Bisher waren aus der Familie der Geckoniden folgende fünf Formen auf das Verhalten der Scheitelorgane untersucht worden: *Hemidactylus mabuia* (Mor.) (Stemmler 1900, S. 24—31), *Hemidactylus turcicus* (L.) = *Hemidactylus verruculatus* Cuv. (Leydig 1891, S. 514), *Gehyra oceanica* Less. (Stemmler 1900, S. 14—24), *Gecko verticillatus* Laur. = *Gecko verus* Gray (Spencer 1886, S. 192), *Tarentola mauritanica* (L.) = *Platydactylus facetanus* Ald. (Spencer 1886, S. 192, Leydig 1891, S. 514, 1897, S. 386—389, Melchers 1900, S. 139—160).

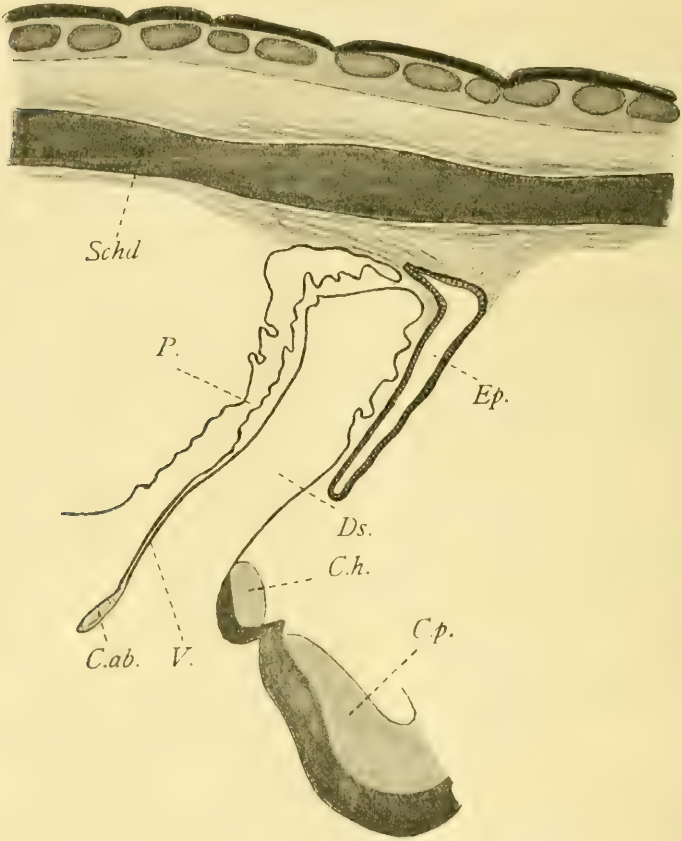
Alle Untersucher sind übereinstimmend zu dem Ergebnis gelangt, daß den erwachsenen Geckoniden ein Parietalauge fehlt. Selbst daß es vorübergehend in der Embryonalentwicklung auftritt, ist sehr zweifelhaft. Zwar möchte Stemmler (1900, S. 36) den Endknopf der Epiphyse, wie er bei *Gehyra oceanica* und *Hemidactylus mabuia* in gewissen Entwicklungsstadien zu beobachten ist, einem Parietalorgan ohne

Augenähnlichkeit vergleichen; aber diese Deutung dürfte, wie auch Studnička (1905, S. 108) meint, irrig sein; vielmehr handelt es sich hier um eine blasenähnliche Auftreibung des Endes der Epiphyse, wie sie bei den Selachiern die Regel ist, aber auch bei Sauriern hin und wieder beobachtet werden und, was besonders bemerkenswert erscheint, neben einem Parietalauge vorhanden sein kann (Studnička 1905, S. 182—184, *Pseudopus pallasii* L.). Dieser letztere Fall zeigt augenscheinlich, daß es sich bei der Endblase um eine andre Bildung handelt als um das Scheitelauge. Auch wenn ich Stemmlers Abbildungen von *Gehyra* über die erste Anlage der Epiphyse (Taf. I, Fig. 1, 2, 4) mit den Verhältnissen vergleiche, wie sie sich bei solchen Formen vorfinden, die tatsächlich ein Parietalauge besitzen, z. B. *Lacerta* (Hoffmann 1886, Taf. XI, Fig. 3) und *Iguana*, so fällt mir auf, daß nichts an diesem Bläschen von jener charakteristischen Einschnürung zu sehen ist, die bei den erwähnten Formen auf den entsprechenden Stadien die anfangs einheitliche Parietalausstülpung in zwei Abschnitte zerlegt, deren vorderer, sich vollkommen abschnürender das Scheitelauge liefert, während der hintere einen innigeren Zusammenhang mit dem Hirndach behält und zur Epiphyse auswächst. Vielmehr tritt die Endblase bei *Gehyra* erst in späteren Stadien auf, nachdem die Epiphyse schon zu einem Schlauch ausgewachsen ist. Ähnlich verhält es sich bei *Hemidactylus mabuia.* Auch bei den von mir zum erstenmal untersuchten *Tarentola*-Arten und bei *Phelsuma* fehlt, wie ich schon vorweg nehmen will, ein Scheitelauge. Bei *Geckolepis polylepis* Bttgr. und den Uroplatiden [*Uroplates fimbriatus* (Schneid.)], die den Geckoniden nahe stehen, konnte ich äußerlich nichts wahrnehmen, was für das Vorhandensein eines Scheitelauges gesprochen hätte. So darf man wohl mit einiger Sicherheit sagen, daß alle Geckoniden ein Parietalauge entbehren.

Warum gerade bei den Geckoniden das Scheitelauge im Gegensatz zur Mehrzahl der übrigen Saurier einem vollständigen Schwund anheimgefallen ist, darüber läßt sich nichts sagen; denn wir wissen nicht, von welcher Bedeutung das Scheitelauge für das Leben der Saurier im allgemeinen ist oder wenigstens in früheren Zeiten war; darum sind uns auch die Ursachen seiner Rückbildung unbekannt, mögen wir nun mit Lamarck annehmen, daß der Nichtgebrauch das Organ zum Schwinden brachte, oder mit Weismann (1902, S. 130) glauben, daß es von seiner ursprünglichen Höhe herabsank, weil es, überflüssig geworden, nicht mehr der erhaltenden Tätigkeit der Naturzüchtung unterlag. Jedenfalls hat diese Rückbildung bei den Geckoniden sich in weit entlegenen Zeiten vollzogen, da das Parietalauge hier nicht einmal vorübergehend in der Ontogenese auftritt. Dies ist sehr erstaunlich, wenn man beobachtet, wie zäh dieses Organ sonst vererbt worden ist; tritt es doch sogar noch bei den Vögeln (LIVINI 1906, VÖLKER 1908) zeitweise in der Embryonalentwicklung auf und haben sich auch hier noch äußere Anzeichen seiner Existenz in Gestalt eines Scheitelfleckes erhalten (KLINCKOWSTRÖM 1892, S. 177). Es ist sehr interessant, das Scheitelauge durch die Wirbeltierreihe zu verfolgen: zuerst tritt es bei *Petromyzon* auf, dann ist es bei einigen Ganoiden und Teleostiern, vornehmlich im Embryonalzustand, zu beobachten, fehlt bei den Amphibien vollständig und ist unter den Reptilien nur bei den Sauriern vorhanden (STUDNIČKA 1905, S. 2). Warum es bei diesen Gruppen sich erhalten hat, warum es bei jenen geschwunden ist, dafür fehlt jeglicher Anhalt. —

MELCHERS' Untersuchungen über die Entwicklung der Parietalorgane bei *Tarentola mauritanica* haben ein eigenartiges Verhalten der Epiphyse zutage gefördert, nämlich eine Rückbildung dieses Organs, die sich zum Teil in postembryonalen Zeiten vollzieht. Die Epiphyse verliert ihre Verbindung mit dem Hirndach, sie wird von Blutgefäßen durchdrungen, und ihre Zellen lockern und verlagern sich; MELCHERS möchte sie auf diesem Stadium als ein funktionsloses Überbleibsel einer früheren Periode ansehen. Auch ich habe bei den von mir untersuchten Formen in keinem Fall eine Verbindung der Epiphyse mit dem Zwischenhirndach nachweisen können. Aber ich möchte sie nicht als ein funktionsloses Organ betrachten; dagegen spricht eben ihre überaus reiche Versorgung mit Blutgefäßen. Zwar kann diese Epiphyse, wenn man sie als ein drüsiges Organ auffaßt, durch etwaige Ausscheidungen nicht die Zusammensetzung des Liquor cerebrospinalis beeinflussen, wie man für solche Epiphysen (und die Ependymmembranen) angenommen hat, deren Lumen zeitlebens mit dem dritten Ventrikel in Zusammenhang bleibt. Aber es ist denkbar, daß sie einen Einfluß auf die Beschaffenheit des Blutes ausübt, das die sie umflechtenden Gefäße durchströmt, und daß sie so als eine Drüse mit innerer Secretion wirkt. Jedenfalls kann man behaupten, daß man eine Epiphyse, die ihren Zusammenhang mit dem Gehirn aufgegeben hat, nicht mehr als Sinnesorgan betrachten darf, und anderseits ist nicht einzusehen, warum das Organ so reichlich mit Nahrung versehen wird, wenn es, nutzlos geworden, einem allmählichen Untergang anheimfallen soll. —

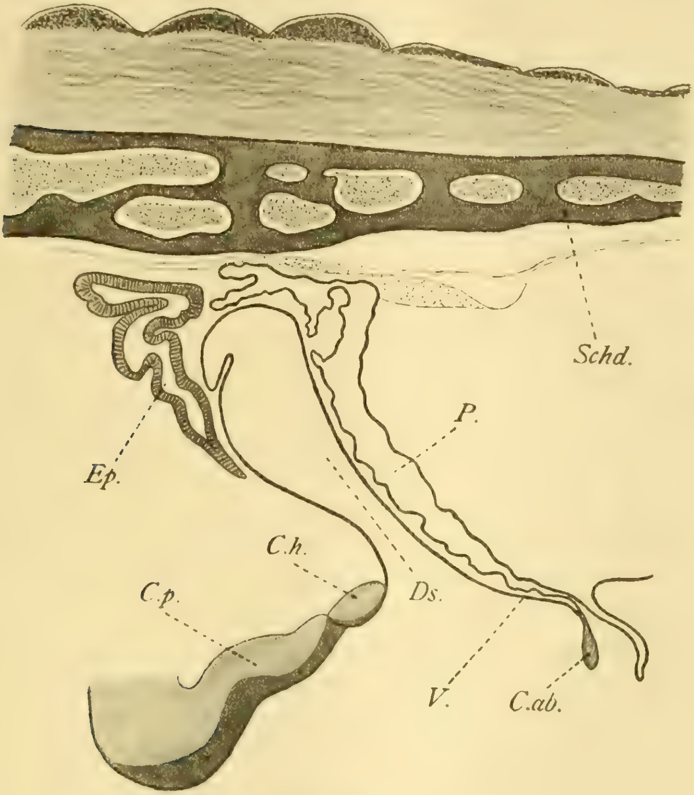
Der Abwesenheit des Scheitelauges entsprechend fehlt bei den von mir untersuchten Geckoniden, *Tarentola mauritanica*, *T. annularis*, *T. delalandei*, *T. neglecta* und *Phelsuma madagascariense* eine Cornealschuppe, ein Scheitelfleck und ein Foramen parietale, wie es auch Leydig und Spencer für die von ihnen untersuchten Arten berichten. Weder die Pigmentierung, noch die Körnelung der Haut läßt in der Scheitelgegend äußerlich irgendwelchen Unterschied gegen die Umgebung wahrnehmen, und die Schnitte zeigen, daß der Knochen ohne Unterbrechung über den Scheitelorganen hinwegzieht (Textfig. *A*, *B*); auch die Cutisverknöcherungen, die sich bei *Tarentola annularis* vorfinden, weisen keine Veränderung oberhalb der Parietalorgane auf (Textfig. *A*).



Textfig. *A*.

Medianschnitt durch die Parietalorgane von *Tarentola annularis*. Vergr. 60fach. Erklärung der Buchstaben im Text; dieselben sind für die gleichen Teile aller Figuren übereinstimmend.

Die Epiphyse ist bei den erwähnten Geckoniden im Vergleich zu andern Sauriern klein und hat die Form eines keulenartigen Hohlgebildes, dessen verjüngter Abschnitt nach dem Zwischenhirndach hinweist, und das nach rückwärts, nach dem Mittelhirn zu geneigt, fast bis unmittelbar ans Schädeldach aufsteigt; hier endet es, mit Ausnahme von *Tarentola annularis*, mehr oder minder abgerundet oder abgeflacht (Textfig. *A* und *B*, *Ep.*). Bei *Tarentola annularis* dagegen ist die Epiphyse in einen kurzen, schräg nach vorn gerichteten Zipfel ausgezogen. Auch Leydig (1897, Taf. XX, Fig. 8) und Spencer (1886, S. 192) fanden bei den von ihnen untersuchten Exemplaren von *Tarentola mauritanica* und *Gecko verus* die geschilderte Keulenform der Epiphyse, während die älteren Embryonen von *Gehyra* nach Stemmler (Taf. III, Fig. 22) einen kurzen, nach vorn gerichteten Endzipfel aufweisen, der an das von *Tarentola annularis*



Textfig. *B*.

Medianschnitt durch die Parietalorgane von *Phelsuma madagascariense*. Vergr. 80fach.

Gesagte erinnert; bei *Hemidactylus mabuia* dagegen zeigt das Ende der Epiphyse dem Mittelhirn zu (Fig. 25). Die Keulenform der Epiphyse ist, wie wir sehen werden, bei den Sauriern selten und findet sich bei solchen Formen, denen ein Parietalauge fehlt, z. B. bei *Zonosaurus* und *Voeltzkowia*. Im allgemeinen dagegen erscheint bei Eidechsen das distale Ende der Epiphyse in einen langen Zipfel, den Endzipfel, ausgezogen (wie wir ihn bei *Tarentola annularis* und *Gehyra* angedeutet sahen). Dieser entspricht nach STUDNIČKA dem Stielteil der Epiphyse der Selachier, läuft unter dem Schädeldach mehr oder weniger weit über das Vorderhirn hin und endigt in der Nähe des Parietalorgans, mit dem er durch einen Bindegewebsstrang zusammenzuhängen pflegt. Der letztere tritt schon früh in der Embryonalentwicklung auf. Da nun das Scheitelauge, vom Gehirn losgelöst und in die (häutige) Schädeldecke eingelagert, einen festen Punkt darstellt, der vom Wachstum des Gehirns wenig beeinflußt ist, so wirkt es infolge der erwähnten Verbindung formbestimmend auf die Epiphyse: das Großhirn sucht dieses Organ nach hinten, auf das Mittelhirn überzulagern und es so von der Hirnoberfläche und damit von der Außenwelt zu verdrängen, wie es bei Vögeln und Säugern, denen ein Parietalauge fehlt, tatsächlich der Fall ist; von dieser Verdrängung bleibt der mit dem Größerwerden der Hemisphären sich streckende Epiphysenzipfel durch seine Verbindung mit dem Scheitelauge bewahrt. In diesem Sinne, glaube ich, wird die Form der Epiphyse zum Teil durch das Fehlen oder Vorhandensein eines Parietalauges bestimmt. Diese Ansicht wird vor allem dadurch bestätigt, daß systematisch nahestehende Formen (*Zonosaurus* und *Gerrhosaurus*), deren eine aber kein Scheitelauge besitzt (s. S. 400), sich in der Form der Epiphyse entsprechend dem Vorstehenden verschieden verhalten.

Keine der von mir untersuchten Formen zeigte den in embryonaler Zeit vorhandenen Zusammenhang der Epiphyse mit dem Gehirn; vielmehr endigte meist der proximale verjüngte Abschnitt des Pinealorgans in beträchtlichem Abstand von der Commissura posterior (*C.p.*) und der Commissura habenularis (*C.h.*, Textfig. *A*, *B*), zwischen denen es durch Ausstülpung der Hirndecke seinen Ursprung nahm; nur die die Epiphyse umhüllenden Bindegewebsmassen der Pia mater vermittelten in einigen Fällen den Zusammenhang der Epiphyse mit den erwähnten Commissuren; eine ependymatöse oder nervöse Verbindung vermochte ich nicht aufzufinden. LEYDIG (1897, S. 387) konnte auch den Zusammenhang der Epiphyse mit dem Zwischenhirndach nicht beobachten, glaubte aber aus dem Vorhandensein nervös-streifiger Züge im proximalen Teil der Epiphyse einen solchen Zusammenhang erschließen zu müssen. Wie

MELCHERS' Untersuchungen zeigten, spielt das Alter der Tiere eine Rolle; er fand, wie schon erwähnt, bei älteren Tieren die Epiphyse in keinem Zusammenhang mehr mit dem Hirndach, und darin stimmen meine Befunde mit den seinigen überein.

Während bei den untersuchten *Tarentola*-Arten die Wand der Epiphyse glattwandig oder nur wenig gefaltet ist und das Lumen des Organs im wesentlichen der äußeren Form entspricht, erscheint sie bei *Phelsuma* (*Ep.*, Textfig. *B*) so stark in Falten gelegt, daß die Lichtung beträchtlich eingeengt ist. Im Vergleich zu manchen andern Saurierfamilien finde ich die Wand der Epiphyse bei den Geckoniden dünn und nicht nur darin, sondern auch in dem Lageverhältnis der Kerne erinnert sie an Ependymmembranen oder an embryonale Verhältnisse. Während sonst die Kerne der Epiphysenzellen in verschiedener Höhe angeordnet sind und so einen Bau der Wand aus mehreren Zellschichten vortäuschen, fiel mir bei *Tarentola annularis* und noch mehr bei *Phelsuma* auf, daß die Kerne ziemlich in einer Höhe liegen und die Zellkörper nicht so stark verdünnt sind, wie es bei dickwandigen Epiphysen der Fall zu sein pflegt. Auch LEYDIG (1897, Taf. XX, Fig. 8) zeichnet die Wand der Epiphyse von *Tarentola mauritanica* deutlich einschichtig und sagt, daß sie aus hohen, etwas gekörnelten Zellen bestehe. Die weitgehende Veränderung des histologischen Baues der Epiphyse, wie sie MELCHERS (1900, S. 153) für ältere Individuen von *Tarentola* beschreibt, die in einer Durchdringung der Zirbel mit Blutgefäßen und dadurch bedingten Lockerung des Zellverbandes und Verlagerung der Zellen besteht, habe ich nicht beobachtet; ich muß aber hinzufügen, daß die von mir untersuchten Tiere mit Ausnahme von *Phelsuma* jüngere Exemplare waren. Das Lumen der Epiphyse fand ich bei *Tarentola annularis* mit Gerinnsel erfüllt, in dem in geringer Zahl Zellkerne lagen, die natürlich nur der Wand des Parietalorgans entstammen können, eine Beobachtung, die ich auch bei manchen andern Formen machte.

Der Dorsalsack (*Ds.*, Textfig. *A* und *B*, das Zirbelpolster BURKHARDTS) stellt bei den von mir untersuchten Geckoniden eine weite, nach hinten geneigte Auswölbung des Zwischenhirndaches dar, deren Durchmesser an der Mündung in den dritten Ventrikel etwas verengt ist; seine Wand ist leicht in Falten gelegt und zeigt den Bau einer typischen Ependymmembran. Wir werden bei andern Formen den Dorsalsack bald weiter, bald enger finden; seine Form »is probably the result, ... of the compression of the thalamencephalon between the prosencephalon and the midbrain in the straightening out of the cerebral flexure« (DENDY, 1899, S. 145).

Das Velum (*V.*, Textfig. *A*, *B*), eine doppelwandige Falte, die vorhangartig in den dritten Ventrikel hineinhängt und deren hintere Wand die Fortsetzung des Dorsalsackes, deren vordere die der Paraphysis bildet, ist meist ziemlich kurz und glatt. In seinem Winkel, d. h. da, wo die beiden Blätter ineinander übergehen, liegt ein kleines, quer verlaufendes Nervenfaserbündel. Es ist die zuerst von RABL-RÜCKHARD (1881, S. 282) gesehene, bis jetzt sicher nur bei Sauriern und Rhynchocephalen nachgewiesene Commissura aberrans (*C.ab*, Textfig. *A*, *B*), über die G. E. SMITHS Untersuchungen (1903) mancherlei Aufklärung gebracht haben. Nach letzterem Forscher (S. 458) zeigt diese Commissur in der Medianebene die caudale Grenze für die Anheftung der Hemisphären an den Rest des Neuralrohres an; sie besteht (S. 463—464) aus einem Bündel von Fasern, das über die Decke des dritten Ventrikels hinzieht, in die »Corpora paraterminalia« jederseits eintritt, diese durchläuft und im Hippocampus in einer Weise endigt, die ganz derjenigen der Commissura dorsalis in der vorderen Region des Hippocampus entspricht. Bis jetzt ist die Commissura bei *Sphenodon*, *Psammosaurus*, *Lacerta*, *Iguana*, *Varanus*, *Podinema* und *Chamaeleo* gefunden worden; ob sie auch bei Schlangen vorkommt, ist zweifelhaft (SMITH, S. 484—487). Ich habe sie bei allen von mir untersuchten Sauriern gefunden, bald mehr, bald weniger kräftig entwickelt. Bei den Geckoniden ist sie verhältnismäßig gering ausgebildet und zeigt im Querschnitt ein langgestrecktes Oval; sie ist anscheinend von MELCHERS bei *Tarentola mauritanica* in Fig. 10, Taf. V als jene rundlichlängliche, dicht dem Velum anliegende Masse gezeichnet, wird aber im Text nicht erwähnt.

Die Paraphyse stellt bei den untersuchten Geckoniden einen dünnwandigen, ependymatösen Schlauch dar, der durch eine oft sehr enge Öffnung mit dem dritten Ventrikel in Verbindung steht (*P.*, Textfig. *A*, *B*) und dessen Wand reich in Falten gelegt ist. Sie steigt nach hinten geneigt auf, dem Doralsack angeschmiegt, und biegt über diesen hinweg nach rückwärts auf die Epiphyse zu um, ja überlagert bei *Tarentola mauritanica*, *T. neglecta* und *T. delalandei* selbst den distalen Teil der Epiphyse und drängt sie vom Schädeldach fort. Diese bedeutende Entwicklung der Paraphyse hat ihren Grund in der kümmerlichen Ausbildung der Epiphyse; denn durch das Wachstum des Vorderhirns in ihrer Entfaltung nach vorn gehindert, wuchert die Paraphysis, die sich als ein häutiges, dünnwandiges Gebilde dem vorhandenen freien Raum anpaßt, nach hinten und erfüllt die Lücke, die sonst von dem Endzipfel der Epiphyse beansprucht wird. Histologisch unterscheidet sich die

Paraphyse vom Dorsalsack durch die schlankere Form ihrer Ependymzellen.

Nach dem Vorstehenden sind die Parietalorgane der Geckoniden charakterisiert durch das Fehlen eines Scheitelauges und der von ihm abhängigen Bildungen in Haut und Schädeldach, durch die kleine, keulenförmige, vom Gehirn losgelöste Epiphyse und durch die weite Ausdehnung der Paraphyse nach rückwärts über den Dorsalsack, ja über das Epiphysenende hinweg.

Agamidae.

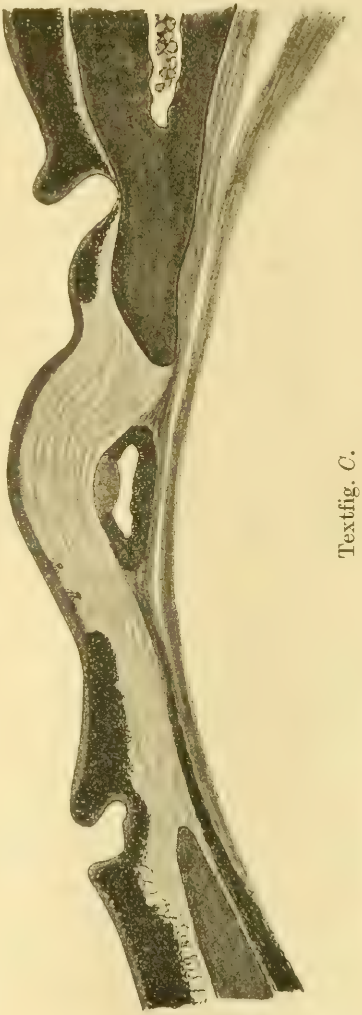
Eine Anzahl von Agamiden untersuchte SPENCER (1888) auf das Scheitelauge, nämlich *Draco volans* L. (S. 197), *Ceratophora aspera* Gthr. (S. 197—198), *Lyriocephalus scutatus* L. (S. 198—199), *Calotes versicolor* (Daud.) und *C. ophiomachus* (Merr.) (S. 199—201), *Agama hispida* (L.) (S. 201—202), *Grammatophora barbata* Gray = *Amphibolurus barbatus* (Cuv.) (S. 202) und *Moloch horridus* Gray (S. 202). Bei *Draco* beschreibt SPENCER ein Scheitelauge, das keine Differenzierung in Linse und Retina zeigte und kein Pigment in seiner Wand besaß, somit ähnliche Verhältnisse wie *Chamaeleo* (s. S. 417) aufweist. Ich konnte einige Embryonen von *Draco* auf die äußeren Verhältnisse hin untersuchen. Das Scheitelauge fällt bei ihnen nicht wie bei gleichalterigen Entwicklungsstadien andrer Formen schon durch seine Pigmentierung dem unbewaffneten Auge auf; vielmehr ist in der betreffenden Gegend nur ein winziger, weißlicher Fleck zu sehen, der sich bei der Untersuchung mit dem Mikroskop als ein kugeliges, dorsoventral abgeflachtes, vollständig pigmentfreies Gebilde ergibt. Dieser Befund würde sich also den Beobachtungen SPENCERS anschließen. STUDNIČKA (1905, S. 171) dagegen fand bei *Draco* überhaupt kein Parietalauge, vielmehr endigt die Epiphyse mit einer breiten, dorsoventral zusammengedrückten Blase unter dem durch eine knorpelige Lamelle verschlossenen Foramen parietale. Auch bei *Ceratophora*, die äußerlich eine Cornealschuppe zeigte, beobachtete SPENCER einen Verschluß des Foramens; hier fehlte ein Scheitelauge, und statt dessen endigte die Epiphyse unmittelbar unter dem Scheitelloch leicht angeschwollen. Bei dem von SPENCER untersuchten Exemplar von *Lyriocephalus* trat die Epiphyse in den hinteren Teil des Parietalauges ein, so daß es auch hier zweifelhaft erscheint, ob ein wirkliches Scheitelauge vorhanden ist oder nur eine Erweiterung des distalen Epiphysenendes, eine Endblase. SPENCER kannte nämlich noch nicht die Entwicklungsgeschichte des Scheitelauges und nahm an, es entstehe durch unvollständige

Abschnürung des distalen Endes der Epiphyse und bleibe mit ihm durch den Parietalnerven in Zusammenhang; so sah er in dem Parietalauge der Saurier ein Homologon des STIEDAschen Scheitelorgans der Batrachier, das, außerhalb der Schädelhöhle unter der Haut gelegen, tatsächlich in der von SPENCER angenommenen Weise entsteht. Für *Calotes*, *Agama*, *Amphibolurus* und *Moloch* ergaben die Beobachtungen des erwähnten Forschers das Vorhandensein eines Scheitelauges. OWSJANNIKOW (1888) fand das Organ bei einer andern Agamidenform, bei *Agama caucasica* (Eichw.) = *Stellio caucasicus* Gray (S. 17—18) und macht einige Angaben über die äußere Erscheinung des Scheitelauges bei einem Embryo von *Phrynocephalus vlangalii* Str. (S. 12—13). PRENANT (1896, S. 56) berichtet über *Agama bibroni* (Dum.); er sagt, daß in dem Parietalauge dieser Art Retina und Linse zu unterscheiden sind. Die Retina zeigte sich vollständig pigmentlos; in ihr waren zwei durch eine Nervenfaserschicht getrennte Zonen zu erkennen: in der inneren dieser beiden Schichten befanden sich, zwischen wenig deutlichen andern Elementen gelagert, flaschenförmige Zellen, die an der Nervenfaserschicht endeten. Zweifellos hat PRENANT die Sinneszellen NOWIKOFFS (s. S. 385) beobachtet. McKAY beschreibt ausführlicher das Auge von *Grammatophora* (1889, S. 877—878) und verfolgte seine Entwicklung: zuerst tritt eine einfache Ausstülpung auf; diese gliedert sich in zwei Abschnitte, deren vorderer größerer zu dem sich bald ganz abschnürenden Parietalauge wird, während der hintere zur Epiphyse auswächst. Aus dem Vorstehenden erhellt, daß bei den Agamiden das Scheitelauge eine beträchtliche Variabilität in seiner Ausbildung zeigt.

Mir lagen zwei ältere Embryonen von *Calotes cristatellus* (Kuhl.) und erwachsene Stücke von *Agama sanguinolenta* (Pall.), *A. inermis* Reuss., *A. caucasica* (Eichw.) und *Uromastix acanthinurus* Bell. zur Untersuchung vor; dann konnte ich, wie schon erwähnt, Embryonen von *Draco* auf die äußeren Verhältnisse hin untersuchen.

Äußerlich verrät sich das Organ bei diesen Arten sehr verschieden deutlich: bei *Uromastix*, *Agama caucasica* und *A. sanguinolenta* sticht die Cornealschuppe gar nicht oder nur unwesentlich durch ihre Größe und ihre Form von den Schuppen der Umgebung ab und ist daher manchmal schwer zu finden, selbst wenn man weiß, daß sie ungefähr in der Mitte einer Linie liegt, welche die hinteren (äußeren) Augenwinkel verbindet; bei *Agama inermis* dagegen zeigt sie sich sehr auffällig in der Mitte einer Gruppe von Schildern, die sich durch ihre bedeutende Größe von den übrigen unterscheiden und eine hinter den paarigen Augen gelegene, flache, kuppelförmige Vorwölbung des Kopfes bilden (Taf. XIX, Fig. 1).

Ähnlich große Verschiedenheiten bestehen in dem Verhalten des Scheitelfleckes: bei dem untersuchten Exemplar von *Agama caucasica* war er außergewöhnlich groß — er nahm fast die ganze Cornealschuppe ein —, aber verwaschen, bei *A. sanguinolenta* (Textfig. *C*) und *A. inermis* (Taf. XIX, Fig. 1) dagegen deutlich zu sehen und uhrglasförmig vorgewölbt, wie besonders gut am Schnitt (Textfig. *C*) zu erkennen ist. Bekanntlich kommt der Scheitelfleck dadurch zustande, daß die Pigmentierung in dem über dem Scheitelauge gelegenen Gewebe fehlt, wie dies aus Textfig. *C* deutlich hervorgeht.



Textfig. *C*.

Agama sanguinolenta. Sagittalschnitt durch das Foramen parietale mit dem Scheitelauge. Vergr. 60fach.

Der Scheitelfleck ist diejenige der vom Parietalauge abhängigen Differenzierungen der Scheitelgegend, welche zuerst in der Embryonalentwicklung auftritt, indem sich in dem genannten Bezirk keine oder nur sehr wenige Pigmentzellen ausbilden. Von einem Scheitelloch ist zu dieser Zeit noch nichts vorhanden, da die Verknöcherung der Schädelkapsel später beginnt. Indem diese in der Gegend des Scheitelauges unterbleibt, entsteht im Scheitelbein eine von unverknöchertem Bindegewebe erfüllte Lücke, das Foramen parietale. Dieses ist bei den von mir untersuchten Agamiden von bedeutender Größe; sein Durchmesser beträgt in sagittaler Richtung bei *Uromastix* 2,2 mm, bei *Agama caucasica* sogar 2,6 mm und übertrifft auch bei den andern zur Untersuchung gelangten *Agama*-Species den Durchmesser des Scheitelauges um ein Vielfaches. Bei den

Agamiden ist der Schädelknochen in der Scheitelgegend schwach, und er verdünnt sich im Umkreis des Foramen parietale zu einer dünnen Lamelle. Die Formen, die mir insgesamt vorlagen, scheinen zu zeigen, daß stets mit einem dünnen Parietalknochen ein großes, mit einem dicken ein kleines Foramen verbunden ist; so findet sich in dem dicken Schädelknochen des Chamäleons ein außerordentlich kleines Foramen, das nicht einmal mehr den Durchmesser des Scheitelauges besitzen kann (s. S. 416, Textfig. *W* und Textfig. *X*), und ähnlich nimmt bei *Anolis* (Spencer 1888, Taf. XVII, Fig. 24) das Scheitelauge den Raum des engen Foramens in dem dicken Schädelknochen vollständig ein; es erscheint auch plausibel, daß bei einem dicken Knochen die Neigung und die Fähigkeit, eine vorhandene Öffnung zu verkleinern oder zu verschließen, größer ist als bei einem dünnen.

Das Foramen (Textfig. *C*) ist von derbem Bindegewebe erfüllt, das wie die darüber gelegene Haut pigmentfrei ist und mit ihr als »Parietalcornea« bezeichnet wird (Studnička 1905, S. 162).

Das Scheitelauge, das bei den Embryonen von *Calotes* schon äußerlich als bräunlicher Fleck deutlich zu erkennen ist, liegt bei *Agama inermis* und *A. sanguinolenta* auffällig dem vorderen Rand des Scheitelloches genähert (Textfig. *C*), unter dem das Foramen erfüllenden Bindegewebe. Leider mißlang meine Schnittreihe von *Uromastix* zum Teil; in den mir vorliegenden Schnitten ist von einem Parietalauge nichts zu sehen, so daß ich nicht imstande bin, anzugeben, ob hier ein Scheitelauge vorhanden ist oder nicht; auch bei *Agama caucasica* ist die Erhaltung so schlecht, daß ich nur zu erkennen vermag, daß es ein dorsoventral abgeflachtes Bläschen ist. Owsjannikow (1888, S. 17—18) fand bei dieser Form ein Auge, an dem Linse und Retina deutlich zu unterscheiden war; die Retina ließ pigmentierte Stäbchenzellen erkennen, während die Linse aus faserförmigen Zellen bestand und an ihrer Innenseite glänzende, stiftförmige Anhängsel zeigte, wie sie vor allem häufig den Retinazellen eigen sind. Bei *A. inermis* und *A. sanguinolenta* (Textfig. *C*) bildet das Parietalauge ein Bläschen, dessen untere Wand abgeflacht oder gar (bei *A. inermis*) eingedellt ist; infolgedessen gehen die seitlichen Wände in spitzem Winkel in die Retina über, und das Auge besitzt etwa die Form eines sehr stumpfen Kegels, dessen obere kleinere Grundfläche die Linse bildet. Diese besteht aus schlanken cylindrischen Zellen, deren Kerne mehr ihrem unteren Rand genähert liegen. Bei den beiden *Agama*-Arten nimmt die Linse nur einen kleinen Teil, etwa die Hälfte, des größten Augendurchmessers (dicht über der Retina in cranio-caudaler Richtung gemessen) ein, ist bei *A. sanguinolenta* dick und stark bikonvex gekrümmt (Textfig. *C*), bei *A. inermis* dagegen dünn, in der Mitte kaum dicker wie am Rande und im ganzen entsprechend der Eindellung der Retina nach außen gewölbt, endlich bei den Embryonen von *Calotes* leicht konvexkonkav (Textfig. *D*).

Wie wir sehen, ist die Form der Linse äußerst variabel und bei nahestehenden Formen gänzlich verschieden; STUDNIČKA (1905, S. 147) stellt aus der Literatur zusammen, daß die Form der Linse bikonvex, plankonvex und konkavkonvex sein kann, ja es gibt Fälle (s. Taf. XIX, Fig. 4), wo die Linse eine planparallele Platte bildet und optisch gesprochen gar nicht mehr den Namen einer Linse verdient. So ist der optische Apparat des Scheitelauges ein recht unvollkommener: selbst da, wo ein geeignetes Verhältnis zwischen der Linsenkrümmung und der Augentiefe, d. h. dem Abstand der Retina von der Linse, bestehen sollte, so daß auf der Retina ein Bild entworfen werden könnte, würden bei dem Fehlen eines Accommodationsapparates nur Gegenstände in einer bestimmten Entfernung wahrgenommen werden; abgesehen von diesen gewiß seltenen Fällen, könnte die Linse nur die Aufgabe lösen, das Licht zu konzentrieren und so möglicherweise Lichtmengen zur Empfindung bringen, deren Intensität ohne das zu gering wäre. In den Fällen, wo die Linse planparallel ist, übt sie natürlich gar keinen Einfluß mehr auf den Gang der Lichtstrahlen aus und ist optisch völlig bedeutungslos.

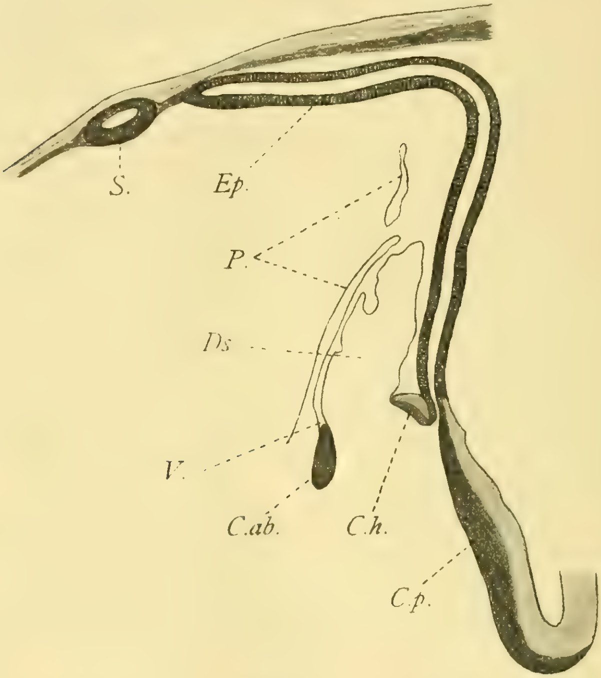
Bei den beiden erwähnten *Agama*-Arten ist die Retina so stark pigmentiert, daß von ihrem Bau nichts zu erkennen ist; bei dem jüngeren Embryo von *Calotes* hat die Pigmentierung noch nicht begonnen, bei dem älteren ist sie sehr schwach, wodurch der Unterschied zwischen Retina und Linse weniger in die Augen fällt, als es bei erwachsenen Tieren der Fall zu sein pflegt; überhaupt hat die Retina auf den mir vorliegenden Embryonalstadien, obwohl dieselben schon recht alt sind, z. B. die Krallen an den Füßen ausgebildet zeigen, anscheinend noch nicht eine hohe Differenzierung erreicht: sie zeigt in zahlreichen Schichten angeordnete Kerne von ziemlich einheitlichem Ansehen. Nur am Innenrande der Retina konnte ich zwei Arten cylindrischer Zellen unterscheiden, die einen mit hellerem, die andern mit dunklerem Protoplasma.

Während bei den Embryonen von *Calotes* der Augenhohlraum mit Gerinnsel erfüllt ist, konnte ich bei den Agamiden nichts deutliches davon beobachten; indessen ist das zu beachten, worauf OWSJANNIKOW mit Recht hinweist, daß nämlich manchmal auch in den embryonalen paarigen Augen auf Schnittpräparaten fast nichts von einem

Glaskörper zu sehen ist, der, im Leben unzweifelhaft vorhanden, durch die Wirkung der Reagenzien verschwindet.

Von einem Parietalnerven vermochte ich bei keiner der untersuchten Formen etwas nachzuweisen; wohl aber zieht bei *Agama sanguinolenta* ein Blutgefäß vom Ende der Epiphyse zum Auge.

An der Epiphyse der untersuchten Agamiden lassen sich zwei Hauptabschnitte unterscheiden, ein proximaler, der vom Hirndach bis zur Schädeldecke aufsteigt, und ein zweiter, der unter dieser nach vorn entlang läuft und, bei den erwachsenen Tieren in einem langen Zipfel sich verjüngend, in der Nähe des Scheitelauges endigt (Textfig. *D*). Dieser Zipfel überwiegt bei *Agama caucasica A. sanguinolenta* und *A. inermis* an Ausdehnung den proximalen Teil. Was den Zusammenhang der Epiphyse mit dem Zwischenhirndach angeht, so ist bei den Embryonen von *Calotes* ihr Lumen mit dem dritten Ventrikel, zwischen Commissura posterior und Commissura habenularis (*C.p.*, *C.h*, Textfig. *C*), in Verbindung; aber diese Einmündungsstelle ist beträchtlich schmäler als das Lumen der Epiphyse im übrigen, und



Textfig. *D*.

Calotes cristatellus. Embryo. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 69fach.

zeigt so die Neigung, durch Verschluß die Lichtung der Epiphyse vom dritten Ventrikel abzusperren. Am nächsten diesen embryonalen Verhältnissen steht der Befund bei *Agama inermis*; hier ist der Verschluß der Epiphyse erfolgt und der proximalste Teil des Organs ist zu einem soliden, stark verjüngten Stiel umgewandelt. Bei *Agama caucasica*, *A. sanguinolenta* und *Uromastix* vermochte ich keine ependymatöse oder nervöse Verbindung mit dem Dach des Diencephalons aufzufinden, so daß auch hier die Möglichkeit einer vollständigen Abschnürung der Epiphyse gegeben ist.

Während das Lumen der embryonalen Epiphyse von *Calotes* überall gleiche Weite aufweist (Textfig. *D*) — hier endet die Epiphyse abgerundet —, nimmt es bei den erwachsenen Formen distalwärts bis zum Umbiegungspunkt an Durchmesser zu, um sich in den Zipfel hinein wieder zu verschmälern. An diesen Endzipfel setzt sich der schon erwähnte (s. S. 368) Bindegewebsstrang an, der pigmentiert sein kann (Textfig. *C*), sich der ebenfalls pigmentierten Dura mater anschließt, bis zum Scheitelauge reicht und hier in das das Organ unmittelbar umhüllende Bindegewebe (Sclera) übergeht. Bei *Agama sanguinolenta* und *Uromastix* war der proximale Teil der Epiphyse in Falten gelegt.

Was den histologischen Bau der Wand des Pinealorgans angeht, so lassen sich darin sehr schlanke Ependymzellen feststellen, deren Kerne in verschiedener Höhe liegen und so einen mehrschichtigen Bau vortäuschen. Bei *Agama inermis* und *Calotes* konnte ich mich überzeugen, daß diese Zellen — bei der letzteren Form allerdings nur im distalen Teil der Epiphyse — mit Fortsätzen in das Lumen hineinragten. Ferner sah ich bei *Calotes* an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten, daß nahe der dem Epiphysenlumen zugekehrten Oberfläche der Zellen kleine tiefgeschwärzte Körnchen liegen. An Stellen, an denen die innere Oberfläche der Epiphyse flach getroffen ist, erkennt man, daß jeder Zelle nur ein solches Gebilde zukommt (Taf. XIX, Fig. 2). Unzweifelhaft handelt es sich hier um ähnliche Gebilde wie die Blepharoplasten (Basalkörner), die STUDNIČKA als regulären Bestandteil der Zellen von Ependymmembranen (1900, S. 384) nachgewiesen hat. Daß ich sie nur in wenigen Fällen beobachten konnte, liegt daran, daß mein Material für solche feineren histologischen Details nicht geeignet war. Aus den erwähnten Flachschnitten (Taf. XIX, Fig. 2) geht weiter hervor, daß die Zellen durch Schlußleisten miteinander verbunden sind, ein Verhalten, das ebenfalls nach STUDNIČKAS (S. 364) Untersuchungen den Zellen der Ependymmembranen durchgängig zukommt. Da die Wand der Epiphyse durch histologische Differenzierung einer solchen Ependymmembran zustande kommt, ist das Vorhandensein der geschilderten Bildungen nicht zu verwundern. Bei *Agama inermis*, und noch stärker bei *Uromastix*, machte sich eine Ansammlung von Pigment in dem proximalen Teil der Epiphyse bemerkbar.

Der Dorsalsack (*Ds.*, Textfig. *D*) ist eine ziemlich voluminöse, stark gefaltete Ausbuchtung, die durch weite Mündung mit dem dritten Ventrikel verbunden ist und sich keilförmig zwischen Paraphysis und Epiphysis einschiebt. In dem Winkel des kurzen Velums liegt die Commissura aberrans (*C.ab.*). Die Paraphysis (*P.*) ist eine schmale, bei den einzelnen Formen mehr oder minder gefaltete Ausstülpung, die höher als der Dorsalsack bis zum wagerecht verlaufenden Teil der Epiphyse hinaufreicht und nur durch eine enge Verbindung mit dem Ventrikel zusammenhängt. Histologisch bestehen beide aus Ependymmembranen und unterscheiden sich voneinander durch die Form der Zellen, indem diejenigen der Paraphysis höher sind. Bei *Calotes* trugen die Zellen des Dorsalsackes deutliche Cilien, an deren Basis die »Basalkörner« sichtbar waren; diese fehlten dagegen in der Paraphysis, während die Körnchen auch hier vorhanden sind; zwischen den Zellen der Paraphysis waren deutliche Schlußleisten zu erkennen (s. o.).

Allgemein läßt sich demnach über die Parietalorgane der Agamiden sagen, daß bei der Mehrzahl der Formen ein wenig gut entwickeltes Scheitelauge vorhanden ist, das in einem großen Foramen parietale liegt; bei einigen Arten dagegen fehlt das Scheitelauge; hier wären entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen sehr erwünscht, um festzustellen, ob das Parietalauge im Laufe der Ontogenese rückgebildet wird, oder überhaupt nicht mehr zur Anlage kommt. Die Epiphyse scheint in einigen Fällen den Zusammenhang mit dem Gehirn verloren zu haben; sie läßt bei erwachsenen Tieren einen kurzen proximalen Teil und einen diesen an Ausdehnung weit übertreffenden, langen, sich stark verjüngenden Endzipfel unterscheiden.

Iguanidae.

Zwölf Iguaniden waren bislang auf das Scheitelauge hin untersucht: Spencer (1886) prüfte *Anolis* sp. (S. 193—194), *Liolaemus nitidus* Wiegm. = *Leiodera nitida* (S. 203—204), *Liolaemus tenuis* (D. B.) (S. 194), *Uraniscodon umbra* (L.) (S. 195) und *Iguana tuberculata* Laur. (S. 195—197). Bei allen Formen konnte der genannte Forscher ein Scheitelauge nachweisen; außerdem beobachtete er bei *Uraniscodon* (Pl. XIX, Fig. 35) ein hinter dem Parietalauge gelegenes, mit ihm zusammenhängendes, stark pigmentiertes Bläschen, in welchem Fran-

COTTE (zitiert nach STUDNIČKA) ein Nebenparietalauge sehen möchte; STUDNIČKA (1905, S. 117) verwirft diese Annahme; indessen möchte ich FRANCOTTE beipflichten, denn seiner Lage, Form und seinem Zusammenhang mit dem Scheitelauge nach erinnert das Gebilde sehr an ein von mir (1908, S. 137—140) beobachtetes Nebenparietalauge bei *Lacerta agilis.* Auch die andern untersuchten Iguaniden, nämlich *Uta stansburiana* (RITTER 1891, S. 220–221), *Sceloporus undulatus* (Daud.) (HERRICK, zitiert nach STUDNIČKA 1905, S. 179) und *Sc. striatus* (SORENSEN, zitiert nach STUDNIČKA 1905, S. 179), ferner *Phrynosoma orbiculare* (L.) (STUDNIČKA 1905, S. 181—182), *Phr. coronatum* Blainv. (RITTER 1891, S. 212—220 und 1894, S. 766—772, SORENSEN 1893, zitiert nach STUDNIČKA 1905, S. 180), *Phr. douglasii* Bell. (RITTER 1891) und *Phymaturus palluma* (BÜRGER 1907, S. 7—9) besitzen ein Parietalauge. Bei *Phrynosoma coronatum* fand RITTER (1894, S. 766—772) ein eigentümliches Bläschen, das in dem Foramen parietale vor und etwas nach rechts von dem Scheitelauge lag; die beiden Gebilde stehen weder miteinander noch mit der Epiphysis in organischem Zusammenhang. Dieses Organ, das RITTER mit dem Namen Parapinealorgan bezeichnet, unterscheidet sich in seinem histologischen Bau bedeutend von dem Scheitelauge: es ist kein Pigment darin nachzuweisen; seine obere Wand ist beträchtlich dicker wie die untere und läßt mehrere Zellschichten erkennen, während in der unteren die Zellen in einfacher Schicht liegen und durch freie Zwischenräume voneinander getrennt sind; die Höhlung des Bläschens ist zum Teil mit einem Gerinnsel erfüllt, in dem Zellen eingebettet sind. STUDNIČKA (1905, S. 154) meint, daß es sich hier vielleicht um eine abgeschnürte Endblase des Pinealorgans handelt, PRENANT (1895, S. 2) hebt aber mit Recht hervor, daß dieses Gebilde im Gegensatz zu den sonst bekannten Nebenparietalaugen vor dem Scheitelauge liegt; mit dem Parapinealorgan bei *Petromyzon* hat das Gebilde sicherlich nichts zu tun; denn dieses (STUDNIČKA 1905, S. 2) ist dem normalen Scheitelauge der Saurier homolog.

Am genauesten sind die Parietalorgane von *Iguana tuberculata* durch KLINCKOWSTRÖMS (1893, S. 289, 1894, S. 249) und LEYDIGS (1896, S. 231—236) Untersuchungen bekannt geworden. KLINCKOWSTRÖM machte insbesondere ausführliche Mitteilungen über die Entwicklung des Parietalauges und der Epiphyse. Im wesentlichen handelt es sich um dieselben Verhältnisse, wie wir sie bei den Agamiden (*Grammatophora*) angedeutet haben und sie auch von *Hatteria*, Anguiden und Lacertiden bekannt geworden sind. KLINCKOWSTRÖM legt besonderes Gewicht darauf (1893, S. 298), daß das Parietalauge eine Abschnürung des Pinealorgans sei, im Gegensatz zu Béraneck (1892, S. 688), der in ihm ein völlig selbständiges Organ sieht. Besonders interessant sind Klinckowströms Mitteilungen über den Parietalnerven. Dieser ist am 14. Tage der Embryonalentwicklung vorhanden und zieht von dem sog. Parietalcentrum, das sich im Laufe der weiteren Entwicklung als rechtes Ganglion habenulae erweist, zur ventralen Wand des Scheitelauges hin, das zu dieser Zeit sich schon vollkommen abgeschnürt hatte.

Mit Recht betont daher Klinckowström, daß der Parietalnerv seiner Entwicklung nach nicht dem Sehnerven der paarigen Augen gleichwertig sei. Zwar sprechen manche Beobachtungen dafür, daß bei Fischen (Hill, Locy), Amphibien (Cameron) und Reptilien (Béraneck, Dendy) die Epiphyse als ein paariges Organ angelegt wird (s. Cameron 1903, S. 394). Auch beobachtete Klinckowström bei einigen Individuen von *Iguana* das Vorkommen von zwei Parietalnerven (S. 266), welche Tatsache dieser Forscher allerdings etwas anders deutet (S. 273). Insbesondere Locys (1894, S. 169—180) Untersuchungen an Selachiern scheinen darzutun, daß eine entfernte Homologie zwischen den paarigen Augen und dem Parietalauge besteht, indem bei Embryonen von *Squalus*, zur Zeit, wo die Neuralrinne noch geöffnet ist, in der Kopfplatte hinter der schon jetzt kenntlichen Anlage der paarigen Augen zwei Paar accessorische Augenbläschen auftreten, von denen das erste beim Schluß des Neuralrohres durch Verschmelzen die Epiphyse liefert. Aber wenn auch die Anlagen der paarigen Augen und des Parietalorgans phylogenetisch gleichwertig sein sollten, so haben beide Gebilde doch eine ganz verschiedene Entwicklung eingeschlagen. Denn während — worauf auch schon von andern hingewiesen worden ist — bei den lateralen Augen die Vorderwand des sich einstülpenden primären Augenbechers die Retina liefert, entwickeln sich beim Parietalauge in der Hinterwand die lichtempfindlichen Zellen, und im Zusammenhang damit ist ihre Lage nicht invers wie in den paarigen Augen; und während die Linse der lateralen Augen vom Ectoderm der Körperoberfläche stammt, wird die des Scheitelauges von dem gleichen Material geliefert, das die Retina bildet; dazu kommt der von Klinckowström hervorgehobene Unterschied in der Entwicklung des Sehnerven und des Parietalnerven. —

Kehren wir nach dieser Abschweifung zurück zu den Parietalorganen der Iguaniden. Mir lagen mehrere Exemplare von *Anolis cristatellus* D. B. und ein Stück von *Hoplurus sebae* D. B. vor. Spencer (1888, S. 193—194), der zwei nicht näher bestimmte Species von *Anolis* untersuchte, erwähnt nichts von einer Cornealschuppe oder einem Scheitelfleck; ich finde dagegen sowohl bei *Hoplurus* (Taf. XIX, Fig. 3) als auch bei *Anolis* eine sehr auffällig entwickelte Cornealschuppe, die sich durch ihre bedeutende Größe von den übrigen Schuppen des Kopfes abhebt. Der gut kenntliche Scheitelfleck liegt bei *Anolis* etwa in der Mitte, bei *Hoplurus* mehr dem Vorderrande der Schuppe genähert.

Das weit vorn gelegene Scheitelloch ist bei dem einen Exemplar von *Anolis* nur wenig größer als das Auge, beim andern etwa doppelt so groß. Weit ausgedehnter aber ist es bei *Hoplurus*, bei welcher Art es den Durchmesser des Auges etwa um das Sechsfache übertrifft; bei dieser Form verjüngt sich der Schädelknochen im Umkreis des Foramens zu einer dünnen Platte (Textfig. *E*); bei *Anolis* dagegen ist er wesentlich dicker (s. S. 374). Die Haut über dem Auge ist bei *Anolis* leicht uhrglasförmig vorgewölbt; das Pigment, das in den Bezirk des Foramens noch etwas eingreift, fehlt oberhalb des Scheitelauges. Das Scheitelloch ist von Bindegewebe erfüllt.

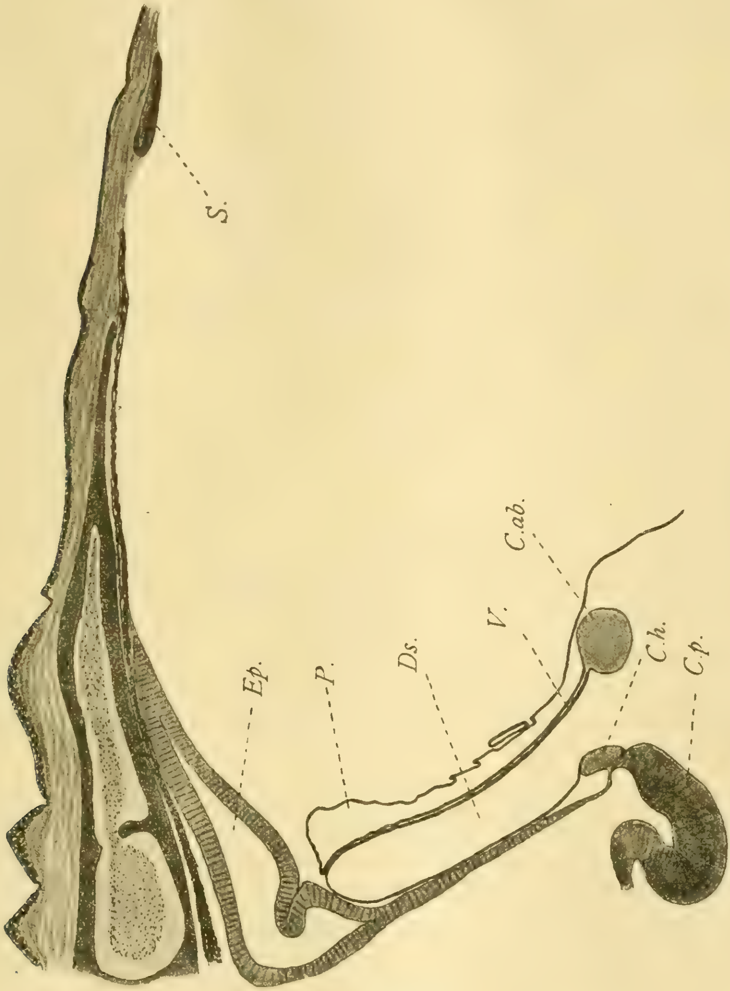
Bei *Anolis* und *Hoplurus* zeigt das Auge die Gestalt eines dorsoventral abgeflachten Bläschens, das deutlich Linse und Retina unterscheiden läßt; bei *Hoplurus* (Taf. XIX, Fig. 4) ist es so stark zusammengedrückt, daß der Hohlraum des Auges außerordentlich verkleinert wird und Linse und Retina sich an manchen Stellen berühren. Die Retina bei *Anolis* finde ich so stark pigmentiert, daß sich nur weniges erkennen läßt, nämlich Streifen von Pigmentkörnchen, die von der inneren, tief dunkel pigmentierten Schicht der Retina radiär nach außen strahlen; zwischen ihnen schimmern Kerne durch. Bei *Hoplurus* (Taf. XIX, Fig. 4) kann ich deutlich vier Schichten in der Retina feststellen; eine innerste, stark pigmentierte, dann eine Zone, in der rundliche Kerne liegen, ferner eine kernfreie Zone (Molekularschicht, Nervenfaserschicht) und eine zu äußerst gelegene, einfache Reihe von Kernen; in manchen Schnitten lassen sich Streifen von Pigment beobachten, die, dünner werdend, zu dieser äußersten Schicht hinziehen. Zu äußerst folgt eine das ganze Auge dicht umschließende Bindegewebsschicht, die Sclera. Vergleichen wir diese Anordnung der Schichten mit dem von Nowikoff (1907, S. 405—409) festgestellten Bau des Scheitelauges von *Lacerta*, so erkennen wir in der äußersten Schicht die Stützzellen wieder, die mit ihren pigmentierten Ausläufern die ganze Dicke der Retina durchsetzen (in dem vorliegenden Falle hat eine, oft zu beobachtende, starke Anhäufung des Pigments in dem distalen Teil der Ausläufer stattgefunden), während die innere Zone von Kernen den Sinneszellen angehört. Zellfortsätze, die in die Augenhöhle hineinragen, konnte ich nicht beobachten.

Durch das plötzliche Aufhören der Pigmentierung erscheinen Retina und Linse scharf abgesetzt. Bei beiden Formen nimmt die Linse nur einen Teil der dorsalen Bläschenwand ein; ihre Form muß bei *Hoplurus* als planparallel (Taf. XIX, Fig. 4), bei *Anolis* als leicht bikonvex bezeichnet werden. Die Zusammensetzung der Linse aus cylindrischen Zellen ist nur undeutlich zu erkennen. Bei einem Exemplar von *Anolis* finde ich eine Pigmentansammlung im Centrum der Linse. Auch Spencer (1886, S. 193—194) beobachtete eine derartige Pigmentanhäufung bei einem der von ihm untersuchten Exemplare. Dieses Tier zeichnete sich außerdem durch die dorsoventral verlängerte Form des Augenbläschens aus, das das enge Foramen vollständig ausfüllt (vgl. das oben über das Scheitelloch Gesagte); dieser sonst nie beobachteten Form des Parietalauges entsprechend, war die Linse stark bikonvex. Bei einem andern Exemplar, an dem Spencer das Auge nur in toto untersuchte, beschreibt er es als ein dorsoventral abgeflachtes, in der sagittalen Richtung elliptisch ausgezogenes Bläschen, was den von mir gefundenen Verhältnissen entspricht. Man sieht, welchen Variationen die Form des Auges bei ein und derselben Art unterliegen kann. Von einem Parietalnerven war nichts zu beobachten.

Das Bindegewebe, welches das Scheitelauge ventral umhüllt, ist bei *Anolis* mit winzigen weißen, lichtbrechenden Körnchen erfüllt; ähnliches »weißes Pigment« (Leydig), denn darum dürfte es sich handeln, finde ich bei *Hoplurus* in dem Bindegewebe, das den Endzipfel der Epiphyse umschließt.

Was den Bau der Anhänge des Zwischenhirndaches betrifft, so konnte ich bei *Hoplurus* (bei *Anolis* war die Erhaltung unzureichend) folgendes feststellen. Die Epiphyse (*Ep.*, Textfig. *E*) hängt durch einen langen, soliden, proximalwärts sich verjüngenden Stiel mit der Hirndecke zwischen Commissura habenularis (*C.h.*) und Commissura posterior (*C.p.*) zusammen. Ein Recessus pinealis deutet ihre Ursprungsstelle an. In seinem proximalen Teil besteht der Stiel der Epiphyse (Taf. XIX, Fig. 5 *N.pin.*) nur aus Nervenfasern, stellt also einen »Nervus pinealis« dar; diese Fasern treten leicht gewellt in die Commissura posterior (*C.p.*) ein und lassen sich eine Strecke ihrem unteren Rand entlang verfolgen. Distalwärts geht der Nervus pinealis allmählich in die Epiphyse über: während anfangs nur einige längliche Kerne im Nerven zu beobachten sind, treten, allmählich immer zahlreicher werdend, rundliche Kerne auf, die den Nerven umhüllen und weiterhin die

Anordnung wie in einer Ependymmembran annehmen; nach und nach geht diese unter Zunahme ihrer Dicke in den gewohnten, scheinbar mehrschichtigen Bau der Epiphyse über. Die Nervenfasern lassen sich in der caudalen Wand der Epiphyse etwa bis dahin verfolgen, wo das



Textfig. *E.*

Hoplurus sebae. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 35fach.

Lumen des Organs beginnt. [Klinckowström (1894, S. 267) beobachtete bei einem 18tägigen Embryo von *Iguana* den interessanten Fall, daß der Pinealnerv, vom Gehirndach entspringend, hinter der Epiphyse eine Strecke frei verlief und erst im distalen Drittel in die Epiphyse eintrat.] Da, wo der solide Stiel der Epiphyse von *Hoplurus* aufhört, erweitert sich ihr Lumen schnell beträchtlich. Das Pinealorgan wendet sich, am Schädeldach angelangt, in scharfer Knickung nach vorn. Es endigt in einem spitzen Zipfel, der weit hinter dem Scheitelloch zurückbleibt. Während die Wand des Zipfels glatt ist, erscheint die Epiphyse an der Umbiegungsstelle stark in Falten gelegt. Ähnliches berichtet Klinckowström (1894, S. 265) von der Zirbel der erwachsenen *Iguana*; ihr distaler Teil sei schlauchförmig, ihr proximaler aber habe durch zahlreiche Faltungen der Wand ein mehr oder minder follikuläres Aussehen angenommen. Bei einigen Embryonen und einem erwachsenen Tier von *Iguana* beobachtete dieser Forscher (1894, S. 267—268) eine dem Parietalauge ähnliche Bildung, ein »Pinealauge«, die durch Abschnürung vom Epiphysenende entstanden war. Im Innern der Epiphyse von *Hoplurus* finde ich ein kernhaltiges Gerinnsel.

Der Dorsalsack (*Ds.*, Textfig. *E*) stellt eine glatte Ausstülpung von gleichbleibender Weite dar, die bis zur Umbiegungsstelle der Epiphyse hinaufreicht und sich nach hinten dem Zirbelstiel, nach vorn der Paraphysis dicht anschmiegt.

Im Winkel des glatten Velums (*V.*, Textfig. *E*) liegt die Commissura aberrans (*C.ab.*); sie fällt durch ihre bedeutende Dicke auf, welche die der Commissura habenularis um ein Mehrfaches übertrifft (dies gilt auch für *Anolis*).

Die Paraphysis (*P.*, Fig. *E*) ist stark gefaltet, schmal, steht durch enge Mündung mit dem dritten Ventrikel in Zusammenhang und reicht so hoch wie der Dorsalsack. Ihre Wand unterscheidet sich von der des Dorsalsackes durch die schlankere Form der Ependymzellen.

Im ganzen zeigen die Iguaniden in den morphologischen Verhältnissen der Parietalorgane manche Ähnlichkeit mit den Agamiden.

Lacertidae.

Über die Lacertiden liegt eine reiche Fülle von Mitteilungen in betreff der Parietalorgane vor; hier beobachtete zuerst Leydig (1872, S. 72—75) bei *Lacerta agilis* und *L. vivipara* das Scheitelauge an älteren Embryonen. Diese beiden Arten sind auch späterhin am meisten bearbeitet worden, so von de Graaf (1886), Spencer (1886, S. 210), Strahl und Martin (1888), Owsjannikow (1888, S. 13—16), Leydig (1891, S. 453—471 und 482—485, 1896, S. 236—238), Studnička (1905, S. 191) und Nowikoff (1907, S. 364—370 und 405—414). Auch die Entwicklungsgeschichte wurde hierbei ausgiebig studiert (Strahl und Martin 1888, Hoffmann 1886, S. 192—197, Béraneck 1887, Leydig 1891), so daß diese Formen mit der Blindschleiche als die in bezug auf die Parietalorgane bestbekannten gelten können. Es ist unmöglich, die zahlreichen Einzelheiten dieser Beobachtungen hier auch nur im Umriß wiederzugeben und ich gehe daher nur darauf ein, wozu meine Beobachtungen Veranlassung geben.

Die verschiedenen, zum Teil widersprechenden Angaben über den Bau der Retina des Parietalauges haben durch Nowikoffs Untersuchungen bei *Lacerta* (und *Anguis*) bedeutende Klärung erfahren. Dieser Forscher, der die Netzhaut auch an Flachschnitten studierte, unterscheidet in ihr drei Arten von Zellen, die Stützzellen, die Sinneszellen und die Ganglienzellen. Dies stimmt mit dem, was ich aus meinen Präparaten von *Lacerta agilis* ersehen kann, überein. Die Stützzellen durchsetzen die ganze Dicke der Retina, heften sich mit verbreiterten, den Kern umschließenden Sohlen an die Limitans externa an, verjüngen sich zunächst, um dann kegelförmig erweitert an der Limitans interna zu endigen; sie sind die Träger des Pigmentes und stellen in ihrem schlankkegelförmigen Abschnitt die von zahlreichen Untersuchern geschilderten »pigmentierten Stäbchen« dar. Die Sinneszellen (Sehzellen) sind cylindrische Elemente, die zwischen den verbreiterten Enden der Stützzellen liegen, die Limitans externa aber nicht erreichen; sie ragen mit Fortsätzen in den Augenhohlraum hinein. Die Ganglienzellen befinden sich zwischen den Enden der Sehzellen und der Schicht der Sohlen der Pigmentzellen; ihre Kerne sind die größten aller Retinaelemente und durch ein deutliches Kernkörperchen ausgezeichnet. In der Höhe dieser Zellen befindet sich die Nervenfaserschicht, aus welcher der Parietalnerv entspringt. Die cilienartigen Fortsätze der Sehzellen, an deren Basis Nowikoff stark färbbare, an die Basalkörnchen von Flimmerhaaren erinnernde Gebilde nachweisen konnte, sind nach diesem Forscher nicht lichtpercipierende Teile, sondern beteiligen sich am Aufbau des »Glaskörpers«.

Diese Ansicht scheint mir auch durch folgende Gründe gestützt zu werden: handelte es sich bei diesen Gebilden um die lichtempfindlichen Teile der Zellen, dann wäre die Anordnung des Pigmentes als eines optischen Isolators ganz unzweckmäßig; denn diese Fortsätze, die ja über die Retinaoberfläche vorragen, bleiben, wie auch das Pigment in den Stützzellen liegen mag (s. u.), unbeeinflußt davon. Außerdem sind diese Cilien oft nicht im centralen Teil der Retina, wie es bei den lichtpercipierenden Teilen eines optischen Apparates sein müßte, sondern in den seitlichen Teilen am besten entwickelt. Ferner fand Studnička (1905, S. 34 und 38) sowohl im Pineal- als Parapinealorgan von *Petromyzon*, daß die Fortsätze der Retina und der Pellucida (Linse) im Hohlraum der betreffenden Organe zu einem kernhaltigen Syncytium verschmelzen [überhaupt ist die Übereinstimmung im histologischen Bau der Retina des Pinealorgans von *Petromyzon* (STUDNIČKA 1905, Fig. 8, S. 26) mit der des Parietalauges von *Lacerta* (NOWIKOFF, Fig. 7, S. 406) eine außerordentliche, wie aus dem Vergleich der angegebenen Figuren zu ersehen ist]. Ich glaube, daß in den von NOWIKOFF entdeckten Basalkörnern und in den Fortsätzen der Sehzellen die Blepharoplasten und Cilien vorliegen, die nach STUDNIČKA (1900, S. 384) den Ependymzellen eigen sind, und daß die Zellen im Parietalauge wie gewisse morphologische Charaktere ihres Mutterbodens, einer Ependymmembran, so auch die dieser zukommende Fähigkeit der Secretion (S. 396) behalten haben. Die Zellen der Linse besitzen nach NOWIKOFF und den Angaben älterer Autoren (vgl. STUDNIČKA 1905, S. 150), wie auch ich es bei *Lacerta agilis* beobachten konnte, gelegentlich einen Stäbchensaum; hier sind die Fortsätze weniger gut als im Retinateil des Auges ausgebildet, wahrscheinlich deshalb, weil sie die optische Wirkung der Linse beeinträchtigen würden. Es handelt sich aber im Prinzip um dieselben Gebilde.

STUDNIČKA (1900, S. 421) hat dargetan, daß die Ependymzellen in der Retina der paarigen Augen in Form der MÜLLERschen Fasern vorhanden sind. Ihnen entsprechen funktionell und auch histogenetisch die Stützzellen des Parietalorgans, da ja auch sie modifizierte Ependymzellen sind. Nur leisten sie außer der Stützfunktion auch noch als Träger des Pigmentes die Aufgabe der optischen Isolation der Sehzellen, während diese in den paarigen Augen bekanntlich den Zellen des Tapetum nigrum zufällt.

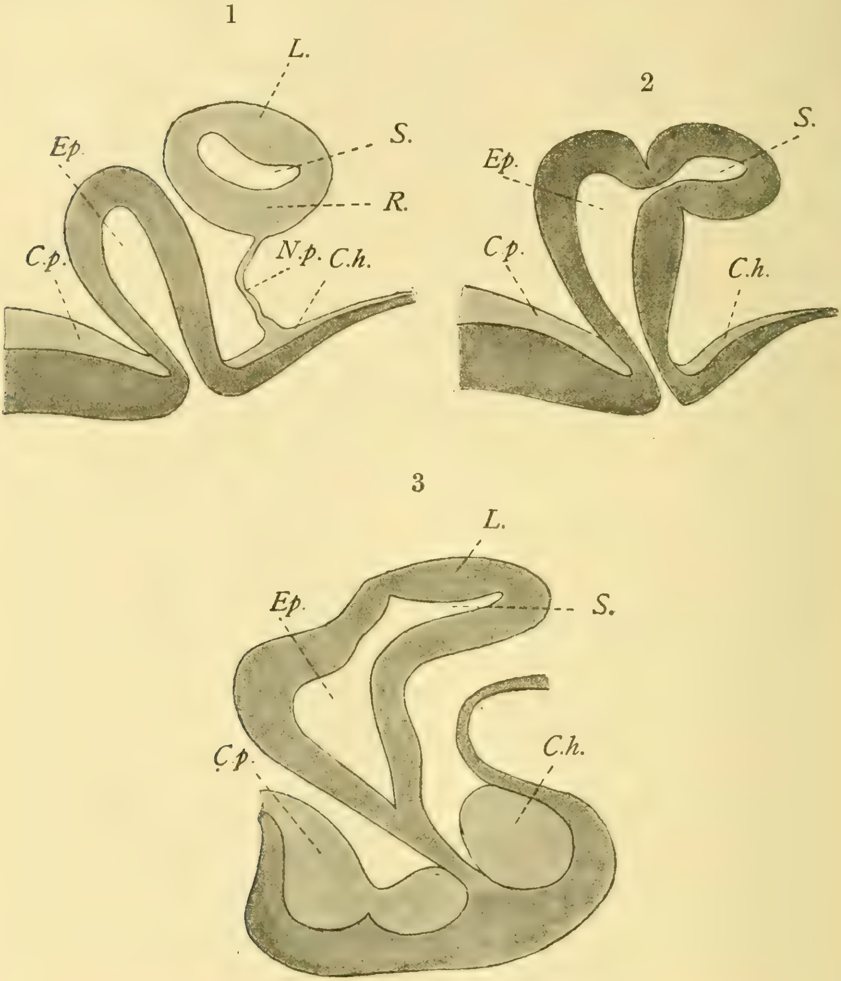
NOWIKOFF (1907, S. 369, Fig. 1, S. 366) beobachtete im Verlauf des Parietalnerven eine Zellanhäufung, die er anfangs für ein Ganglion des Parietalauges zu halten geneigt war; später aber kam er zu der Ansicht, daß diese Zellgruppe eine Wucherung des Perineuriums sei, also aus Bindegewebszellen bestehe. Ich beobachtete an zahlreichen Präparaten nie etwas derartiges, fand aber einmal ganz an der entsprechenden Stelle ein Blutgefäß. Daher könnten möglicherweise auch vielleicht NOWIKOFF Blutkörperchen vorgelegen haben; für die Annahme spricht einmal in NOWIKOFFS Figur die rundlich-längliche Form dieser Gebilde, die Zwischenräume zwischen sich frei lassen, und ferner, daß NOWIKOFF sagt: »Ähnliche, doch vom Nervenstrange vollständig unabhängige Zellanhäufungen trifft man oft in der Nähe des Parietalauges.«

Wenn man die Beschreibungen der einzelnen Beobachter über die Histologie der Retina des Parietalauges bei den verschiedensten Formen miteinander vergleicht, so könnte man zur Ansicht kommen, daß hierin bedeutende Unterschiede bestehen. Indessen glaube ich, nach dem, was ich insgesamt gesehen habe, daß der von Nowikoff für *Lacerta* und *Anguis* festgestellte Bau durchweg Geltung besitzt, wie es auch nicht anders zu erwarten war: überall waren die pigmentierten Stützzellen, die Zone der Nervenfasern und, wenn die Pigmentierung es gestattete, die Sinneszellenschicht, aber meist nur ungewiß die Ganglienzellen zu erkennen. Möglich ist, daß die letzten bei einer weitergehenden Rückbildung des Organs zuerst verschwinden.

Nowikoff konnte feststellen, daß bei Tieren, welche vorher in absoluter Dunkelheit gehalten worden waren, das Pigment sich in der mittleren Region der Stützzellen zum Teil auch in ihren sohlenförmig erweiterten Enden ansammelt, während bei Tieren, die dem Sonnenlicht ausgesetzt waren, das Pigment in den innersten Partien der Stützzellen, also zunächst dem Augenlumen, sich befindet; ich habe diese Versuche wiederholt, aber kein deutliches Ergebnis erhalten. Experimente, die Francotte (1887, S. 836) bei *Lacerta muralis* machte, ließen auch auf eine gewisse Lichtempfindlichkeit des Organs schließen.

Ich untersuchte an einer größeren Anzahl Embryonen von *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* aus den verschiedensten Altersstufen die Entwicklungsgeschichte des Scheitelauges; an meinen Schnitten habe ich alles das bestätigt gefunden, was die früheren Beobachter über die Art der Bildung des Scheitelauges und des Parietalnerven berichtet haben, und will daher nicht näher auf diese vielfach beschriebenen Verhältnisse eingehen. Dagegen möchte ich einige Entwicklungshemmungen besprechen, die vielleicht geeignet sind, die Frage zu klären, ob das Parietalauge eine selbständige Bildung ist, die unabhängig von der Epiphysenausstülpung auftritt (Béraneck), oder ob es nur eine Differenzierung der vorderen Wand der Epiphyse darstellt (Klinckowström) (in betreff der Stellungnahme der einzelnen Autoren zu dieser Ansicht vgl. Studnička 1905, S. 196).

Textfig. *F* 1 stellt ein normales Entwicklungsstadium von *Lacerta vivipara* dar; das Scheitelauge (*S.*), an dem Linse (*L.*) und Retina (*R.*) zu unterscheiden sind, hängt mit der Gegend der Commissura habenularis (*C.h.*) durch den Parietalnerv (*N.p.*) zusammen; die Epiphyse (*Ep.*) bildet eine keulenförmige Ausstülpung zwischen Commissura posterior (*C.p.*) und Commissura habenularis (*C.h.*), die nach hinten, nach dem Mittelhirn zu, geneigt ist. In Textfig. *F* 2 ist ein Sagittalschnitt durch die Scheitelgegend eines gleichalten, aus demselben Muttertier stammenden Embryos abgebildet; hier ist es noch nicht zu einer Ablösung des Scheitelauges (*S.*) gekommen; vielmehr hängt dieses mit dem oberen Ende der Vorderwand der Epiphyse (*Ep.*) zusammen, und die Lumina der beiden Organe stehen miteinander in Verbindung; in dem Auge sind Linse und Retina entwickelt, wie aus benachbarten Schnitten hervorgeht; ein Parietalnerv fehlt. Ganz ähnliche



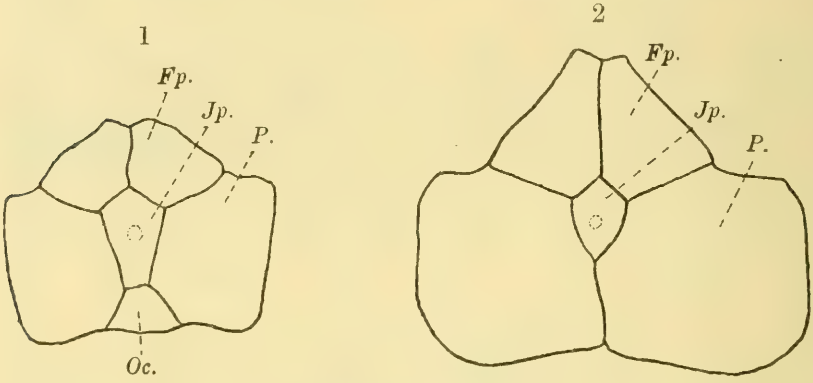
Textfig. *F* (1, 2, 3).

Lacerta vivipara. Sagittalschnitte durch die Parietalorgane. 1, normales Entwicklungsstadium; 2, Stadium vom gleichen Alter wie 1 (aus demselben Muttertier), bei dem die Abschnürung des Scheitelorgans und die Bildung des Parietalnerven unterblieben ist; 3, älteres Stadium mit ähnlicher Entwicklungshemmung wie 2. Vergr. 230fach.

Verhältnisse finde ich bei einem älteren Embryo (Textfig. *F* 3); auch hier steht das Parietalauge, dessen Linse (*L.*) wohl ausgebildet ist, noch mit der Epiphyse in innigem Zusammenhang, ja die Abschnürung ist längst nicht so weit fortgeschritten wie bei den jüngeren Stadien (Textfigur *F* 2); von einem Parietalnerven ist nichts zu beobachten. Normalerweise erfolgt die Abschnürung des Scheitelauges viel früher, zu einer Zeit, da die Epiphyse nach vorn weist; erst nach der Bildung des Parietalauges richtet die Epiphyse sich auf und lagert sich nach hinten um. Bei der normalerweise frühzeitigen Sonderung zwischen Epiphyse und Parietalorgan läßt sich schwer entscheiden, ob es sich um zwei selbständige Anlagen handelt, deren trennendes Septum manchmal unvollständig sein kann, oder ob die zuerst auftretende Ausstülpung die gemeinsame Anlage beider Organe, oder ob sie einzig die Anlage der Epiphyse ist, an der sekundär das Scheitelauge gebildet wird. Mir scheinen die beschriebenen Entwicklungshemmungen für die letzte Annahme zu sprechen, daß nämlich das Scheitelauge eine Abschnürung der Epiphyse darstellt; auch glaube ich, die frühesten normalen Entwicklungsstadien, die mir vorlagen, lassen sich ungezwungener unter dieser Annahme erklären.

Außer den erwähnten Formen *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* sind untersucht worden: *Lacerta ocellata* Daud. (Spencer 1886, S. 208 bis 210, Leydig 1891, S. 474—480, Carrière 1891, S. 146), *L. vivipara* Jacq. (Spencer 1886, S. 210—211, Owsjannikow 1888, Strahl und Martin 1888, Leydig 1891, S. 482—486, Studnička 1905, S. 191), *L. viridis* Laur. (Spencer 1886, S. 208, Leydig 1891, S. 472—474) und *L. muralis* (Laur.) (Leydig 1891, S. 480—482, Francotte 1887, S. 834—836). Ich studierte die Verhältnisse an Embryonen und erwachsenen Tieren von *Lacerta agilis* und *L. vivipara*, ferner an erwachsenen Stücken von *L. dugesi* Miln. Edw., *L. galloti* D. B., *Psammodromus algirus* (L.), *Acanthodactylus lineomaculatus* D. B., *A. boskianus* (Daud.), *A. scutellatus* (Aud.), *Ophiops occidentalis* Blgr., *O. elegans* Mén., *Eremias guttulata* (Licht.), *E. arguta* (Pall.) und *E. velox* (Pall.).

Die Cornealschuppe ist bei den Lacertiden das Scutum interparietale (*Ip.*, Textfig. *G*, *H*), an das vorn die Frontoparietalschilder (*Fp.*), seitlich die großen Parietalschilder (*P.*) und hinten das Occipitalschild (*Oc.*) anstoßen, welches letztere auch fehlen kann. Dementsprechend ist seine Gestalt fünfeckig schildförmig bei *Lacerta* (Taf. XIX, Fig. 6) und *Psammodromus*, oder beim Fehlen des Occipitalschildes, in welchem Falle die Parietalschilder hinter der Cornealschuppe in einer Naht zusammenstoßen, viereckig schildförmig, wie bei *Acanthodactylus* (Taf. XIX, Fig. 7) und *Ophiops occidentalis.* Manche Genera besitzen Arten, die sich nach der einen oder andern Art verhalten, so zeigt *Eremias guttulata* eine fünfeckige, *E. velox* eine viereckige Cornealschuppe (Textfig. *G* 1 und 2). Selbst bei ein und derselben Species können beide Verhältnisse vorhanden sein. So beobachtete ich bei einem Exemplar von *Ophiops elegans* eine fünfeckige Cornealschuppe (Textfig. *H* 1), die mit einer kurzen Seite an das kleine viereckige Occipitalschild anstößt; bei einem andern berühren sich Interparietal- und Occipitalschild nur noch in einem Punkte, infolgedessen ist das letztere Schild dreieckig,

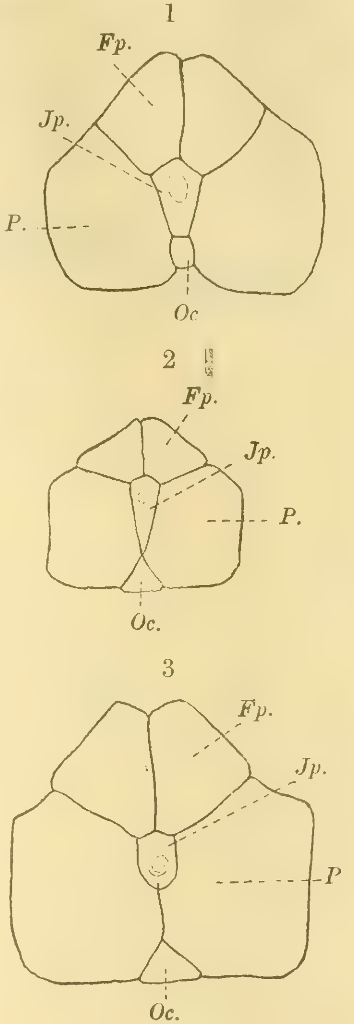


Textfig. *G* (1, 2).
Scheitelgegend von 1, *Eremias guttulata*; 2, *Eremias velox.* Vergr. 7fach.

das Interparietalschild viereckig (Textfig. *H* 2); bei einem dritten Exemplar stoßen die Parietalschilder zwischen Occipital- und Interparietalschild zusammen und trennen so diese beiden vollkommen voneinander (Textfig. *H* 3). So entspricht denn das erst beschriebene Verhalten von *Ophiops elegans* (Textfig. *H* 1) dem von *Eremias guttulata* (Textfig. *G* 1), das letzt beschriebene dem von *Eremias velox* (Textfig. *G* 2), wenn man von dem hier fehlenden Scutum occipitale absieht. Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Verkleinerung der Cornealschuppe so verläuft, daß ihr den Scheitelfleck umschließender Teil am längsten erhalten bleibt (s. Textfig. *G*, *H*). Wir werden später (Gerrhosauriden) bei nahe verwandten Arten sehen, daß die eine Form eine Cornealschuppe und ein Parietalauge besitzt, während bei der andern, die ein Parietalauge entbehrt, auch die Cornealschuppe fehlt, indem nämlich in der Gegend, wo das Scheitelauge liegen müßte, die Parietalschilder in einer mittleren Naht zusammenstoßen. Dieses spricht ebenso wie die vorhin erwähnte Art der Reduktion der Schuppe dafür, daß die Existenz der

Interparietalschuppe an die des Scheitelauges geknüpft ist, und daß also beim Schwinden des Scheitelauges auch die Bildung dieser Schuppe unterbleibt. Feldert sich doch die Haut zum Teil nach den plastischen Verhältnissen des Kopfes in die Schilder; und so dürfte die leichte Vorwölbung auf der Oberfläche des Kopfes, welche das Scheitelauge in embryonaler Zeit meist hervorruft, zur Bildung des Scutum interparietale Veranlassung geben[1]. Daß überhaupt das Scheitelauge auf die Beschilderung der Haut Einfluß hat, sieht man ja bei solchen Formen, denen eine regelmäßige Beschilderung des Kopfes fehlt, die aber oft eine durch ihre Größe und annähernd symmetrische Form ausgezeichnete Cornealschuppe besitzen (s. Taf. XIX, Fig. 3). Sicherlich kann man mit Recht behaupten, daß da, wo in der Scheitelgegend Schilder mit einer medianen Naht zusammenstoßen, z. B. bei *Amphisbaena*, ein Scheitelauge fehlt.

Alle untersuchten Lacertiden zeigen auf der Cornealschuppe mehr oder minder deutlich einen rundlichen Scheitelfleck; besonders gut ausgebildet ist er bei den *Lacerta*-Arten (*Lacerta galloti,* Taf. XIX, Fig. 6) und bei *Acanthodactylus* (Taf. XIX, Fig. 7), bei dem das Scheitelauge als ein dunkler Fleck durchschimmert; er liegt fast immer in der vorderen Hälfte der Schuppe. Auf Schnitten erkennt man, daß diese



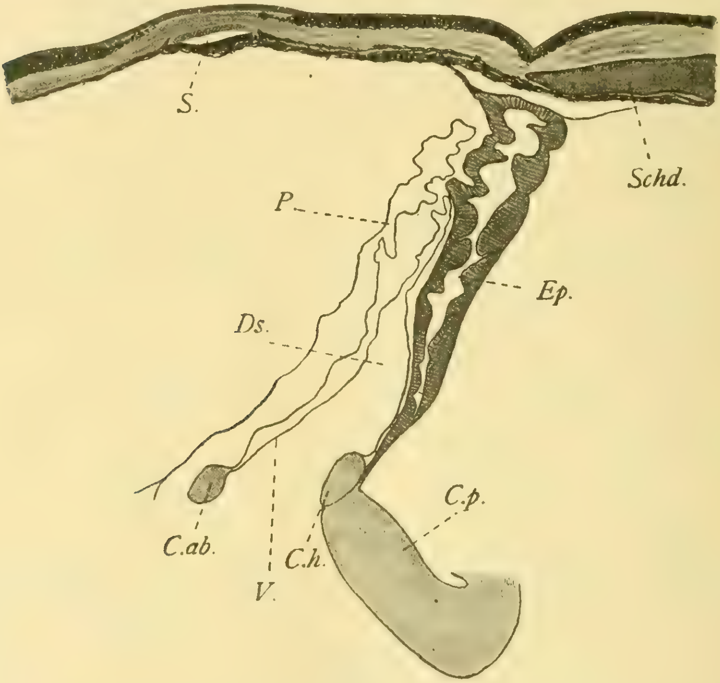
Textfig. *H* (1, 2, 3).

Ophiops elegans. Scheitelgegend von drei verschiedenen Exemplaren. Cornealschuppe in 1 mit einer Seite an das Occipitalschild stoßend, fünfeckig, in 2 in einem Punkte das Occipitalschild berührend, viereckig, in 3 ohne Verbindung mit dem Occipitalschild. Vergr. 7fach.

---

[1] Nachträglich finde ich, daß schon A. Sokolowsky (Über die äußere Bedeckung bei Lacertilien, Zürich 1900, S. 27) darauf hingewiesen hat (vgl. auch F. Werner, Zool. Centralbl. VI. 1899, S. 417).

Stelle pigmentfrei und häufig (z. B. bei *Acanthodactylus*) leicht uhrglasförmig vorgewölbt ist (s. Textfig. *J*). Was LEYDIG (1891, S. 467, 472, 475, 482) bei verschiedenen Species des Genus *Lacerta* in bezug auf das Verhalten des Pigments beobachtete, finde ich auch bei *Psammodromus*, *Eremias* und *Tachydromus* bestätigt: das weißlich-gelbe, guaninhaltige Pigment der Haut springt weiter in den Scheitelfleck vor als das dunkle; es hindert ja viel weniger den Lichteinfall als dieses.



Textfig. *J*.
Lacerta galloti. **Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 60fach.**

Die Größe des Scheitelloches ist sehr verschieden bei den untersuchten Formen: bei *Eremias*, *Tachydromus* und *Psammodromus* ist es klein, bei *Acanthodactylus* groß; bei den Arten der Gattung *Lacerta* ist es im allgemeinen ziemlich klein; indessen beobachtete ich bei *L. galloti* und *L. ocellata* ein außergewöhnlich großes Foramen; bei der ersteren Species betrug sein Durchmesser in sagittaler Richtung 1,8 mm und übertraf demnach den des Scheitelauges vielmals (die Grenze des Foramens nach links ist in Textfig. *J* nicht mehr zu sehen); auch bei *Lacerta ocellata* finde ich das Foramen mehr als fünfmal so groß als das Parietalauge. In den Zeichnungen von SPENCER (1886, Taf. XVIII, Fig. 27) und Leydig (1891, Taf. III, Fig. 45), welche auch diese letztere Art untersucht haben, sieht man indessen, daß das Scheitelloch zum größten Teil vom Auge erfüllt wird; aber während in diesen beiden Fällen der Knochen unmittelbar in der Umgebung des Scheitelauges beträchtliche Dicke aufweist, ist der Scheitelknochen bei dem von mir untersuchten Exemplare dünn, so daß auch dieser Fall die Ansicht stützt, daß die Größe des Scheitelloches in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Dicke des Parietalknochens steht (vgl. S. 374) und nicht zu der Größe des Scheitelauges. Mit Recht sagt Carrière (1890, S. 146, Anmerkung), »daß zwischen der Größe des Foramen parietale und der Größe und Ausbildung des Parietalorgans . . . gar keine Beziehung besteht, daß hier der Knochenbau keine Schlüsse auf die von ihm mit uns in Beziehung gebrachten Weichteile gestattet. Nach dem vorliegenden Material ist der gern gezogene Schluß von der bedeutenderen Größe namentlich eines fossilen Foramens auf eine höhere Ausbildung des Organs unzulässig.«

Das Scheitelloch ist von Bindegewebe erfüllt, dessen unterer Fläche das Parietalorgan sich dicht anschmiegt; unter ihm zieht die stark pigmentierte Dura mater hin. Nur bei *Lacerta agilis* finde ich das Auge in optischer Hinsicht wohlgeformt als ein Bläschen, dessen obere, die Linse darstellende Wand je nach den Exemplaren mehr oder minder abgeflacht ist. Bei den übrigen von mir untersuchten Formen dagegen ist das Scheitelauge bald mehr, bald weniger stark dorsoventral zusammengedrückt, so daß das Lumen manchmal fast vollständig geschwunden ist. So finde ich auch bei *Lacerta ocellata* an gut mit Eisessig-Sublimat fixiertem Material das Auge stärker abgeflacht als Spencer (1886, Taf. XVIII, Fig. 30) und Leydig (1891, S. 476) es darstellen. Offenbar bestehen in der Form des Organs bedeutende Schwankungen. Was die Histologie der Retina angeht, so verweise ich auf das vorhin (s. S. 385) Gesagte; diese Angaben beziehen sich auf *Lacerta agilis*. *L. ocellata* zeigt den gleichen Bau bis auf das Fehlen der Ganglienzellen in der Retina; bei den andern Formen war die Retina zu stark pigmentiert, um feinere histologische Einzelheiten erkennen zu lassen. Die Linse ist bei *Lacerta ocellata* dick und bikonvex, bei den stark abgeflachten Augen dagegen dünn. Einen deutlichen Inhalt des Augenhohlraumes, einen »Glaskörper«, konnte ich nur bei *Lacerta agilis*, vor allem gut an einem mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixierten Präparat feststellen. Bei allen untersuchten erwachsenen Exemplaren dieser Art fand ich einen wohlausgebildeten Parietalnerven, so daß ich mit Nowikoff (1907, S. 368) zur Ansicht gelangt bin, daß bei dieser

Form der Parietalnerv zeitlebens bestehen bleibt; auch Studnička (1905, S. 145) überzeugte sich, daß der Nerv bis in spätere Lebenszeiten erhalten bleibt, glaubte aber mit Leydig (1896, S. 254), daß er meistens bei *Lacerta agilis* schwinde. Was die andern Lacertiden angeht, so hat Spencer (1886, Taf. XVIII, Fig. 30) den Parietalnerven unzweifelhaft bei *Lacerta ocellata* gesehen; ich finde bei dem mir vorliegenden Exemplar dieser Art nichts davon; dagegen beobachtete ich bei *L. galloti* Reste eines Parietalnerven zwischen Epiphyse und Dorsalsack. Auch bei *Hatteria* sah Spencer (1886, Taf. XIV, Fig. 1, 2, 4) wohl den wirklichen Parietalnerven, wenn er ihn auch nur bis zum Epiphysenende verfolgen konnte und hier irrtümlich endigen ließ. Neuerdings aber hat Gisi (1907, S. 53) den Nerven, der von Dendy (1899, Pl. 12, Fig. 15) bei Embryonen von *Hatteria* beobachtet wurde, auch bei erwachsenen Tieren gefunden, und so mehren sich die Angaben über das Vorhandensein eines wirklichen Parietalnerven bei erwachsenen Sauriern und damit die Wahrscheinlichkeit, daß das Scheitelauge auch jetzt noch, wenn auch beschränkt, funktioniert.

Die Epiphyse steht bei allen von mir darauf untersuchten Lacertidenformen, nämlich bei *Lacerta ocellata*, *L. galloti*, *L. dugesi*, *Psammodromus*, *Acanthodactylus* und *Eremias* durch einen verschieden langen, aber immer soliden Stiel mit dem Zwischenhirndach in Verbindung (*Ep.*, Textfig. *J*). Studnička (1905, S. 192) fand bei *Lacerta agilis* den Stiel hohl, ein Verhalten, das bei erwachsenen Sauriern jedenfalls sehr selten ist. Für Leydig (1896, S. 237) dagegen hat der Stiel bei *L. ocellata*, *L. agilis* und *L. viridis* mehr das Aussehen eines soliden Stranges. Eine nervös streifige Struktur des Stieles, die Leydig (1896, S. 237) bei *Lacerta agilis* sah, beobachtete ich bei *Eremias guttulata* und *E. arguta*. Das Pinealorgan hat die Form einer schlanken Keule, die leicht nach hinten geneigt bis zum Schädeldach aufsteigt und hier in verschiedener Weise endigt. Der lange Endzipfel der Epiphyse, den wir bei Agamiden und Iguaniden vorfanden, fehlt den Lacertiden, weil hier das Scheitelauge nicht so weit nach vorn gerückt erscheint. Meist stellt er bei den Lacertiden einen kurzen, vogelschnabelartigen Fortsatz dar (s. Textfig. *J*), der durch einen pigmentierten Bindegewebsstrang verlängert wird, welcher sich der Dura mater anschließt; so verhält es sich bei *Eremias velox*, *E. arguta*, *Lacerta galloti* und *L. ocellata*; etwas länger ist der Endzipfel bei *Acanthodactylus boskianus* und *Psammodromus*; abgerundet dagegen endet er bei *Acanthodactylus scutellatus* und *A. lineomaculatus*. Bei *Eremias arguta* ist überhaupt kein Endzipfel mehr ausgebildet, sondern die Keule der Epiphyse selbst endigt abgerundet unter dem Schädeldach. Sehr eigenartiges Verhalten zeigt die Epiphyse bei *Lacerta dugesi*; sie ist auffallend stark nach hinten, auf das Mittelhirn zu geneigt und in einen langen, nach rückwärts verlaufenden Zipfel ausgezogen; an der Stelle, wo sie das Schädeldach erreicht, ist nur eine schwache Andeutung einer nach vorn weisenden Ausstülpung zu bemerken. Leider ist die betreffende Schnittreihe stellenweise nicht gut erhalten, so daß ich nicht einmal das Parietalauge nachzuweisen vermochte, dessen Anwesenheit aber nach dem mit bloßem Auge deutlich erkennbaren Scheitelfleck bei dieser Form sehr wahrscheinlich ist. Eine ähnliche Aussackung der Epiphyse nach hinten beobachtete LEYDIG (1891) bei *Lacerta agilis* (S. 469) und *Chalcides tridactylus* (S. 507).

Im allgemeinen ist die Wand der Epiphyse glatt oder nur wenig gefaltet; stärkere Faltenbildung beobachtete ich nur bei *Lacerta galloti* (Textfig. *J*) und bei *L. ocellata*. Während sie meist nur eine Art von Zellen erkennen läßt, sah ich bei *Eremias velox* deutlich zwei verschiedene Zellformen in ihr, deren Kerne in verschiedener Höhe lagen. Die nach außen, nach der Limitans externa zu gelegenen Kerne sind heller und rundlich, während die nach innen gelegenen, dunkler und länglich erscheinen. Häufig, so bei *Acanthodactylus*, *Eremias*, *Lacerta ocellata*, waren reichlich Pigmentkörnchen in den Zellen abgelagert, vor allem in denen des Endzipfels. Im Lumen der Epiphyse fand ich oft Gerinnsel mit Kernen.

Der Dorsalsack mündet meist weit in den dritten Ventrikel und verjüngt sich nach oben keilförmig, indem er sich zwischen Epiphysis und Paraphysis einschiebt (*Ds.*, Textfig. *J*). Ziemlich schmal war die Einmündung bei *Lacerta dugesi*, *Acanthodactylus boskianus* und *A. lineomaculatus*. Die Wand des Dorsalsackes ist nur wenig gefaltet. Im Winkel des Velums (*V.*) liegt die kleine Commissura aberrans (*C.ab*, Textfig. *J*).

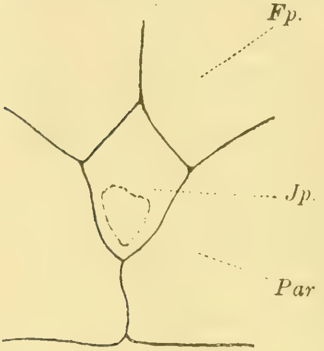
Die Paraphysis ist stark gefaltet (*P.*, Textfig. *J*), steht durch enge Mündung mit dem dritten Ventrikel in Verbindung und reicht meist höher als der Dorsalsack, bis zum Epiphysenzipfel empor, ja lagert sich, bei *Lacerta dugesi* weit nach rückwärts reichend, zwischen den nach hinten gewandten Endzipfel (s. o.) und das Schädeldach ein.

Wie wir gesehen haben, ist bei den Lacertiden im Vergleich zu andern Familien das Scheitelauge verhältnismäßig gut entwickelt: vor allem zeichnen sich einige Formen durch das Bestehenbleiben des Parietalnerven bei den erwachsenen Tieren aus. Die Epiphyse behält stets die Verbindung mit dem Gehirn; ihr Endzipfel ist weniger mächtig entwickelt als bei den Iguaniden und Agamiden.

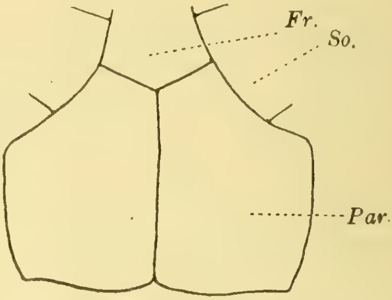
Gerrhosauridae.

Aus der Familie der Gerrhosauriden lagen bisher keine Beobachtungen über die Parietalorgane vor; mir standen zwei Exemplare von *Zonosaurus madagascariensis* Gray und eines von *Gerrhosaurus nigrolineatus* Hallow. zur Verfügung, bei denen sich recht bemerkenswerte Verhältnisse vorfanden.

In der äußeren Erscheinung der Parietalgegend zeigen die beiden nahe verwandten Formen einen großen Unterschied: bei *Gerrhosaurus* (Textfig. *K*) ist eine Interparietalschuppe (*Ip.*) vorhanden, in der Gestalt eines annähernd rhombischen Schildes, das vorn an die Frontoparietalschilder (*Fp.*) und seitlich an die Parietalschilder (*Par.*) stößt, welch letztere bei dem Fehlen eines Scutum occipitale auch hinter ihm zusammenschließen. Im hinteren Teil dieser Schuppe befindet sich eine unregelmäßig begrenzte helle Stelle (s. Textfig. *K*), der Scheitelfleck, welcher diese Schuppe als Cornealschuppe charakterisiert. Bei *Zonosaurus* dagegen (Textfig. *L*) fehlt das Interparietalschild: die großen Scuta parietalia (*Par.*) berühren sich in der Mittellinie der Scheitelgegend in ihrer ganzen Ausdehnung; [auch die Frontoparietalschilder sind nicht ausgebildet, so daß die Scuta parietalia vorn zu einem Teil an das Frontalschild (*Fr.*) grenzen, zum andern, wie auch sonst, an die Supraocularschilder (*So.*)]. Nach der Vorstellung, die wir über die Abhängigkeit des Vorhandenseins eines Interparietalschildes von dem eines Scheitelauges gewonnen haben (s. S. 390—391), war zu vermuten, daß bei *Zonosaurus* ein Parietalauge fehlen würde, und diese Annahme wurde durch die Schnitte bestätigt. Aus Bronn (1890, S. 1100) ersehe



Textfig. *K*.
Gerrhosaurus nigrolineatus. Scheitelgegend. Vergr. 6fach.



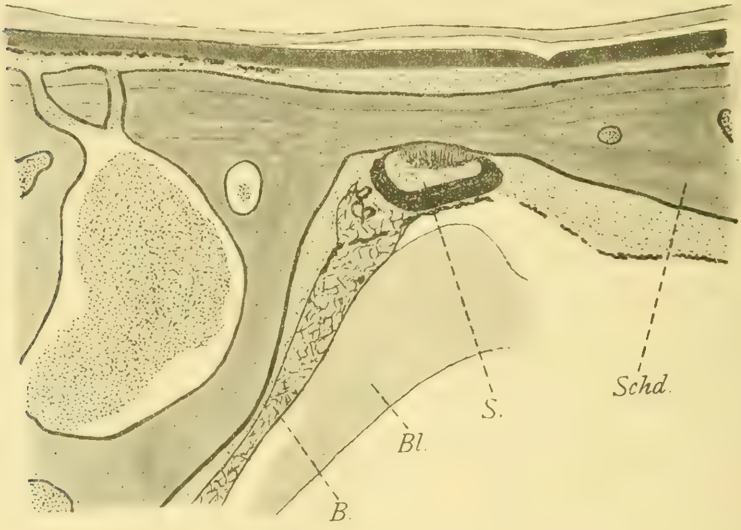
Textfig. *L*.
Zonosaurus madagascariensis. Scheitelgegend. Vergr. 6fach.

ich, daß bei der nahe verwandten Gattung *Cicigna* das Interparietalschild klein ist oder fehlt; ebenso ist es bei *Cordylosaurus* nicht vorhanden. Demnach liegt hier eine Gruppe vor, die eine bemerkenswerte Variabilität in bezug auf die Cornealschuppe zeigt und deren genauere Untersuchung auf die Parietalorgane hin sich gewiß verlohnen würde.

Wie zu erwarten war, ergaben die Schnitte bei *Zonosaurus* (Textfig. *N*) das Fehlen eines Scheitelloches: unverändert ziehen Haut und Knochen über die Scheitelgegend hinweg. Bei *Gerrhosaurus* dagegen ist die Pigmentierung entsprechend der Ausdehnung des Scheitelfleckes unterbrochen (Textfig. *M*); aber ein Foramen parietale fehlt; zwar verjüngt sich der dicke, von Markräumen durchbrochene Knochen (*Schd*) beträchtlich nach vorn zu in der Gegend des Scheitelauges (*S.*), aber er zieht in immer noch bedeutender Mächtigkeit über dem Auge hinweg, um noch weiter nach vorn allmählich wieder dicker zu werden. Leider lag mir nur ein Exemplar von *Gerrhosaurus* vor, so daß ich nicht mit Gewißheit ermitteln kann, ob es sich bei diesem Verschluß des Scheitelloches um ein stetig wiederkehrendes Verhältnis handelt oder um eine Abnormität, wie sie bei andern Formen mit Parietalauge hin und wieder beobachtet wurde.

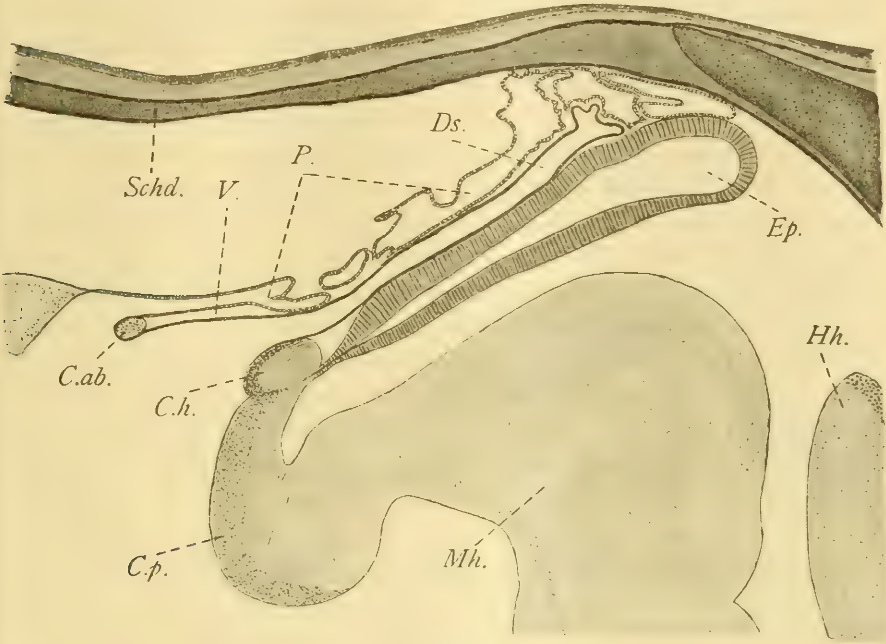
Schon früher (S. 371) erwähnten wir einen solchen von Spencer (1886) berichteten Fall bei *Ceratophora*. Ferner fand Owsjannikow (1888, S. 15) bei einer *Lacerta agilis* das Foramen durch eine kontinuierliche Platte des Parietalknochens verschlossen, auf dessen Unterseite in einer grubenförmigen Vertiefung das Auge lag, also ein Fall ganz ähnlich dem hier vorliegenden; indessen war die Haut über dem Auge pigmentiert. Carrière (1890, S. 146) beschreibt ein Vorkommnis bei *Lacerta ocellata*, wo über dem Scheitelloch ein sehr dicker und massiver Hautknochen liegt. Schließlich beobachtete Gisi (1907, S. 54) einen Verschluß des Foramens durch eine dünne Knochenschicht bei einem Exemplar von *Hatteria*. Ich halte es trotzdem nicht für ganz ausgeschlossen, daß bei *Gerrhosaurus* das Schwinden des Foramens eine normale Erscheinung ist, da diese Familie eine Neigung zeigt, das Scheitelauge und damit die von ihm abhängigen Bildungen zu unterdrücken.

Das Scheitelauge von *Gerrhosaurus* (*S.*, Textfig. *M* und Taf. XIX, Fig. 8) liegt dicht unter der erwähnten Stelle des Parietalknochens, nur durch eine dünne Bindegewebsschicht von ihm geschieden. Es ist dorsoventral abgeflacht und zeigt eine leichte Einbuchtung der unteren Wand. Linse und Retina sind deutlich ausgebildet. Die Retina (Taf. XIX, Fig. 8) ist in ihrer ganzen Dicke überaus stark pigmentiert und läßt daher nicht viel von histologischen Einzelheiten erkennen. Vor allem fallen die Stützzellen auf, die dicht mit Pigment erfüllt sind. Sie besitzen einen kugelig angeschwollenen, am äußeren Retinarand gelegenen Zellkörper, welcher nach dem Augeninnern zu einen stäbchenförmigen, in seiner Stärke ziemlich gleichbleibenden Fortsatz entsendet, der die ganze Dicke der Retina durchsetzt (Taf. XIX, Fig. 9); bei starker Vergrößerung kann man sich überzeugen, daß das Pigment, welches den kernhaltigen Teil dieser Zellen vollkommen schwarz erscheinen läßt, aus kleinen, rundlichen, bräunlichen Körnchen von etwas verschiedener Größe besteht. In der Mitte der Retina (Taf. XIX, Fig. 8) finden sich eigentümliche tiefschwarze, kugelige Pigmentmassen, die durch eine Degeneration, Lockerung und Verlagerung der Stützzellen zustande gekommen sein dürften; ähnliches sah ich auch auf einigen Schnitten in den an die Linse angrenzenden Teilen der Retina. Derartige degenerative Bildungen der Pigmentzellen teilt SPENCER (1886) von andern Formen mit. Zwischen den beschriebenen pigmentierten Elementen liegen andre, pigmentfreie Zellen, über deren Verhalten wegen ihrer Undeutlichkeit nichts Genaueres ausgesagt werden kann. Fortsätze, die in den Augenhohlraum hineinragten, waren nicht vorhanden. Die Linse (Taf. XIX, Fig. 8) ist durch das plötzliche Aufhören



Textfig. *M*.
Gerrhosaurus nigrolineatus. Sagittalschnitt durch die Gegend des Scheitelauges. Vergr. 60fach.

der Pigmentierung scharf von der Retina abgesetzt; sie erscheint auf der Außenseite stärker, auf der Innenseite schwächer konvex gekrümmt und besteht aus sehr schlanken, cylindrischen Zellen, deren Kerne in verschiedener Höhe liegen, zum größten Teil aber auffällig dem Innenrande genähert sind. Dieser ist wenig scharf begrenzt; hier setzt ein Netzwerk aus einer protoplasmaartigen Masse an, der »Glaskörper«, welcher den Hohlraum des Auges (auf dem abgebildeten Schnitt nur teilweise) erfüllt (Taf. XIX, Fig. 8).



Textfig. *N*.

***Zonosaurus madagascariensis*. Sagittalschnitt durch die Scheitelorgane. Vergr. 60fach.**

Was die übrigen Verhältnisse der Parietalorgane, Epiphysis usw., angeht, so vermag ich hierüber nur von *Zonosaurus* ausführlicher zu berichten, da meine Schnitte bei der Größe des untersuchten Exemplars von *Gerrhosaurus* nur die unmittelbare Umgebung des Scheitelauges umfassen. Hier konnte ich nur eben noch feststellen, daß die Epiphyse in einen nach vorn weisenden Endzipfel ausläuft, der durch einen Bindegewebsstrang (*B.*, Textfig. *M*) mit dem Scheitelauge zusammenhängt; der Bindegewebsstrang besteht aus großblasigem, von Pigmentzellen durchsetztem Gewebe; unter ihm befindet sich ein Blutsinus (*Bl.*, Textfig. *M*).

Wie schon hervorgehoben wurde, fehlt bei *Zonosaurus* ein Parietalauge. Die Epiphysis (*Ep.*, Textfig. *N*) ist ein keulenförmiger Schlauch, der mit einem verjüngten, soliden Stiel am Zwischenhirndach befestigt ist, nach hinten, aufs Mittelhirn (*Mh.*) übergelagert, unter Erweiterung seines Lumens aufsteigt und, ohne das Schädeldach zu erreichen, abgerundet endigt; sein Ende liegt etwa über der Grenze von Mittel- (*Mh.*) und Hinterhirn (*Hh.*). Die Form und Lage dieses Organs ist demnach ganz anders wie bei *Gerrhosaurus* (s. o.) und erinnert lebhaft an die andrer Saurier ohne Parietalorgan, z. B. die Geckoniden; bei diesen habe ich ja versucht, die Form der Epiphyse zum Teil aus ihrer Abhängigkeit vom Parietalauge zu erklären und an jener Stelle schon auf den hier vorliegenden, interessanten Fall hingewiesen: zwei nahe verwandte Arten, deren eine sich aber durch den Besitz des Scheitelauges von der andern unterscheidet, weisen ganz verschiedene Form der Epiphyse auf. Wenn aber das Vorhandensein eines Scheitelauges formbestimmend für die Epiphyse ist, so wirkt es auch mittelbar etwas auf die Form des ganzen Zwischenhirndaches, indem der Dorsalsack und die Paraphysis, abgesehen von den durch die Commissuren gegebenen festen Punkten, als dünnhäutige Gebilde in ihrer Ausdehnung durch das Wachstum der Umgebung bestimmt werden; und hierbei spielt nach dem Großhirn, das beim Aufsteigen in der Wirbeltierreihe immer mehr das gesamte Zwischenhirn von der Hirnoberfläche und damit von der Außenwelt zu verdrängen sich bestrebt, die Epiphyse eine wohl nicht unwesentliche Rolle.

Der Stiel der Epiphyse, in dessen Zellen ich bei den untersuchten Exemplaren von *Zonosaurus* Pigmentansammlung fand, läßt deutlich die in einfacher Schicht gelagerten Ependymzellen mit rundlichen Kernen erkennen; beim Übergang in den kolbigen Teil der Epiphyse nimmt die Höhe der Zellen zu; sie werden schlanker, ihre Kerne gestreckter; gleichzeitig beginnen diese in verschiedener Höhe zu liegen; es läßt sich aber hier noch deutlich erkennen, daß die Wand einschichtig ist. Dieses Verhalten der Kerne nimmt mit der steigenden Dicke der Epiphysenwand zu, so daß dieselbe im oberen Teil mehrschichtig erscheint; aber auch hier ist an einzelnen Zellen zu beobachten, daß sie die ganze Dicke der Wand durchsetzen und, abgesehen von dem durch den Kern aufgetriebenen Teil, fadenförmig dünn werden. Die Zellen ragen mit Fortsätzen in das mit feinem Gerinnsel erfüllte Lumen der Epiphyse hinein; an ihrem Innenrande sind die Blepharoplasten (s. S. 377) zu erkennen.

Der Dorsalsack bildet eine schmale Falte, die sich am distalen

Ende wenig erweitert, der Epiphysis dicht angeschmiegt verläuft und etwa so hoch wie diese reicht (*Ds.*, Textfig. *N*). Schon bei schwacher Vergrößerung unterscheidet sich sein Ependym von dem der Paraphysis so auffällig, wie ich es bei keiner andern Form sah, dadurch, daß die Kerne weniger scharf hervortreten (Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin). Sehr schön ließ sich der Übergang der beiden Ependymmembranen an der Umschlagsstelle des Velums verfolgen, da wo die Commissura aberrans liegt (*C.ab.*, Textfig. *N* und Taf. XIX, Fig. 10); während die Zellen auf der Seite des Dorsalsackes (*Ds.*, Taf. XIX, Fig. 10) kubisch, ihre Kerne rundlich und chromatinarm sind, erscheinen die Zellen in dem zur Paraphysis gehörigen Blatt des Velums (*P.*) cylindrisch und die Kerne entsprechend geformt und dunkler. Die Form der Ependymzellen ist einerseits auf die besonderen Umstände des Druckes und der Dehnung zurückzuführen (so sind sie in dem ausgeweiteten Teil des Dorsalsackes mehr cylindrisch); aber anderseits muß man annehmen, daß die Produkte der Excretion dieser histologisch verschiedenen Membranen verschieden sein werden. Daß überhaupt das Ependym in dem ganzen Bereich seiner Ausdehnung, also nicht nur in den Gehirnventrikeln und den Plexus, sondern auch in den Ependymabkömmlingen, der Paraphyse, dem Dorsalsack und der Epiphysis als ein secernierendes Epithel zu fungieren fähig ist, kann nach neueren Untersuchungen kaum bezweifelt werden (STUDNIČKA 1900, S. 396); kann doch die Ansammlung der Gerinnselmassen in den Pinealorganen, die wir schon mehrmals zu verzeichnen hatten, nicht anders ihre Erklärung finden.

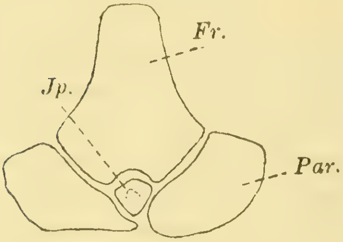
Das Velum (*V.*, Textfig. *N*) ist ziemlich kurz, die Paraphysis (*P.*) schmal und so reich gefaltet, so daß selbst auf medianen Schnitten verschiedene Follikel zu sehen sind, die nicht miteinander zusammenhängen. Sie reicht über den Dorsalsack und die Epiphyse hinaus bis zum Schädeldach, biegt nach rückwärts um und schiebt sich zwischen den Schädelknochen und diese genannten Organe. Auch in diesem Verhalten der Paraphyse äußert sich eine Übereinstimmung mit den Geckoniden (s. S. 370) und andern Sauriern ohne Parietalorgan (*Voeltzkowia mira*, s. S. 414). In betreff der Histologie der Paraphyse im Velumabschnitt ist das oben Gesagte zu beachten. In dem vielfach gefalteten distalen Teil der Paraphyse (Taf. XIX, Fig. 11) liegen die Ependymzellen (*Ep.*) sehr locker, so daß sie große Zwischenräume freilassen. Solche Intercellularlücken sind nach STUDNIČKA (1900, S. 358) im Leben mit Flüssigkeit erfüllt und haben die Bedeutung von Lymphräumen. Von außen wird die Epiphyse wie die andern Teile der

Zwischenhirndecke von Bindegewebe umgeben (*B.*, Taf. XIX, Fig. 11), das von Capillaren durchflochten ist, in denen zahlreiche Blutkörperchen (*Bl.*) zu beobachten sind.

Die morphologischen Verhältnisse stimmten in allen wesentlichen Punkten bei den beiden von mir untersuchten Exemplaren von *Zonosaurus* vollkommen überein.

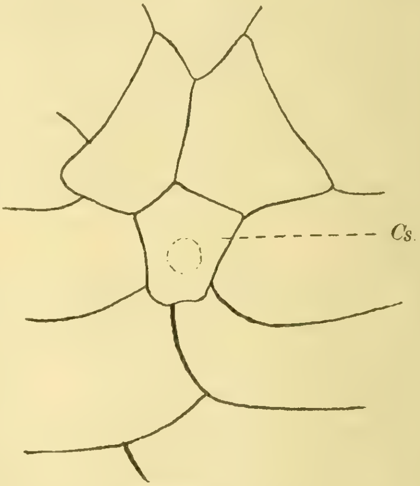
Scincidae.

Fünf Formen aus der Familie der Skinke sind bis jetzt auf den Bau der Parietalorgane untersucht worden, nämlich *Tiliqua gigas* (Schneid.) = *Cyclodus gigas* Dor. (Spencer 1886, S. 205—208), *Lygosoma* (*Hinulia*) *taeniolatum* (White) (McKay 1889, S. 878—884, Dendy 1899, S. 129, 143 und 146, Pl. XIII, Fig. 28), *Scincus officinalis* Laur. (Prenant 1896, S. 53, 1904, S. 367), *Chalcides* (*Gongylus*) *ocellatus* (Forsk.) (Legge 1897, dessen Arbeit mir leider nur im Auszug bei Studnička 1905, S. 196, zugänglich war) und *Ch. tridactylus* Laur. = *Seps chaldicia* Mur. = *Seps tridactylus* Daud. (Spencer 1886, S. 211—212 und Leydig 1891, S. 505—508). Diese Arten zeigen auffällige Unterschiede in der Ausbildung des Parietalauges: bei *Lygosoma* (*Hinulia*), *Chalcides tridactylus* und *Scincus* fanden die erwähnten Autoren das Organ gut entwickelt, bei *Cyclodus* dagegen fehlte es vollständig, und bei *Chalcides ocellatus* konnte es Legge nur in embryonaler Zeit beobachten. Aus meinem Material gelangten zur Untersuchung Embryonen von *Tiliqua gigas*, ferner *Mabuia multicarinata* (Gray), *M. quinquetaeniata* (Licht.), *M. elegans* (Peters), *Lygosoma* (*Kencuxia*) *smaragdinum* (Less.), *Eumeces*



Textfig. *O.*

Chalcides ocellatus. Scheitelgegend. Vergr. 7fach.

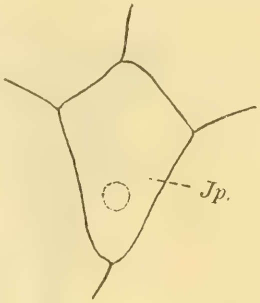


Textfig. *P.*

Mabuia multicarinata. Scheitelgegend. Vergr. 10fach.

Schneideri (Daud.), *Chalcides ocellatus* und Embryonen dieser Form, sowie *Ch. tridactylus*. Meine Befunde bei *Tiliqua* und *Chalcides ocellatus* sind ganz anders als die meiner Vorgänger.

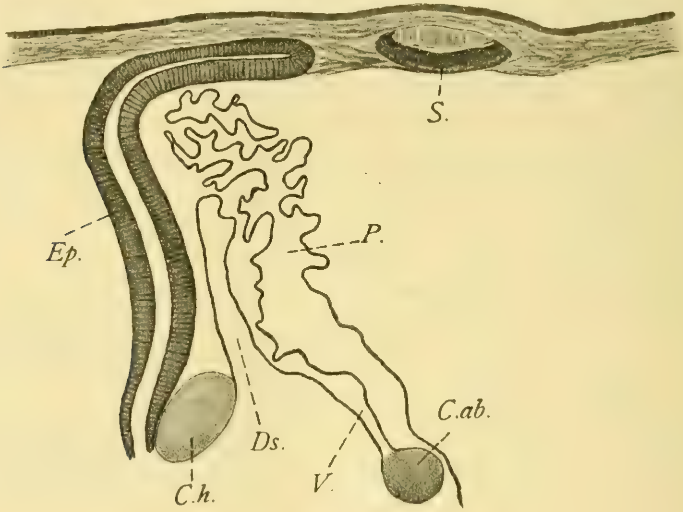
Die Cornealschuppe (*Ip.*, Textfig. *O* und *Q*, *Cs.*, Textfig. *P*) hat bei den untersuchten Skinken meist die Form eines kleinen viereckigen Schildchens, da die Parietalschilder beim Fehlen eines Scutum occipitale hinter ihm zusammenschließen (Textfig. *O*, *Q*); manchmal (Textfig. *P*) sind die Parietalschilder nicht deutlich ausgebildet, sondern vermitteln den Übergang zu den Schildern des Rückens; aber auch in diesem Falle bewahrt die Cornealschuppe ihre typische Form. Oft, so bei *Lygosoma* (Textfig. *Q*), *Mabuia quinquetaeniata*, *M. elegans* und *Eumeces* liegt der Scheitelfleck dem hinteren Ende der Schuppe genähert, wie ich es sonst nie so auffällig beobachtet habe. Legge (s. Studnička 1905, S. 196) fand bei *Chalcides ocellatus* weder eine Cornealschuppe noch einen Scheitelfleck; ich dagegen sehe bei dieser Form eine sehr kleine Cornealschuppe (*Ip.*, Textfig. *O*), die vorn an das Frontalschild (*Fr.*), seitlich und hinten an die Parietalschilder (*Par.*) anstößt und die bei dem jüngeren abgebildeten Exemplar einen deutlichen Scheitelfleck erkennen ließ, während er bei einem andern älteren verschwommen war.



Textfig. *Q*.
Lygosoma smaragdinum. Scheitelgegend. Vergr. 10fach.

Alle untersuchten Arten besitzen ein Scheitelloch (s. Textfig. *S*, *T*, *U*), auch *Chalcides ocellatus*, dem es nach Legge fehlen soll; es ist entsprechend der Dicke des Knochens (*Schd.*) klein, nach dem Schädelinnern zu erweitert und zeigt öfter eine stärkere Ausbuchtung des Knochens an seinem Hinterrande, wie es Leydig für *Chalcides tridactylus* (1891, S. 505) beschreibt; in seinem oberen Teil wird es von Bindegewebe verschlossen, das wie die darüberliegende Haut im Bezirk des Scheitelfleckes pigmentfrei ist; auch die Hautverknöcherungen fehlen natürlich hier bei *Eumeces* (Textfig. *T*). Das von Leydig (1891, S. 507) erwähnte Knorpelinselchen im Scheitelbein bei *Ch. tridactylus* (*Kn.*, Textfig. *U*) ist auch bei *Lygosoma* und *Eumeces* (*Kn.*, Textfig. *T*) vorhanden.

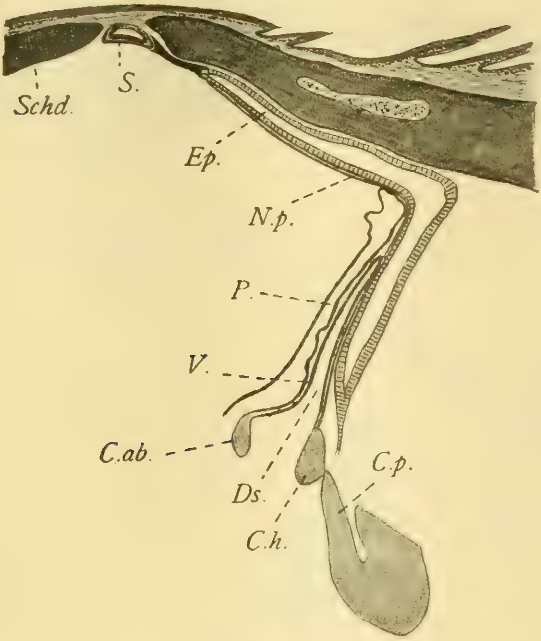
Bei allen Formen meines Scincidenmaterials, auch bei *Chalcides ocellatus* und *Cyclodus*, konnte ich ein Scheitelauge (*S.*, Textfig. *R*, *S*, *T*, *U*) feststellen; es liegt dicht unter der das Foramen parietale verschließenden Bindegewebsschicht und ist ein bei den einzelnen Formen verschieden stark dorsoventral abgeflachtes Bläschen, dessen untere Wand manchmal leicht eingedellt ist (Textfig. *S* und *T*), so daß die seitlichen Wände in scharfem Winkel mit der unteren zusammenstoßen. Überall waren Linse und Retina an diesem Gebilde zu unterscheiden. Der Bau der Retina war am besten bei gut fixierten Stücken von *Chalcides tridactylus* zu erkennen. Leydig, der diese Form ebenfalls untersuchte (s. o.), berichtet nichts genaueres hierüber, während



Textfig. *R*.
Cyclodus gigas. Embryo. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 60fach.

Spencer (s. o.) sagt, daß an der Retina vor allem die »Stäbchen« ins Auge fallen, an deren Enden an einigen Stellen kugelige Elemente unterschieden werden konnten. Ich finde den Bau der Retina bei *Ch. tridactylus* mit dem von *Lacerta* übereinstimmend, abgesehen von den Ganglienzellen, die ich hier nicht nachzuweisen vermochte. Sehr schön zeigt die Retina die in regelmäßigen Abständen geordneten pigmentierten Stützzellen (Taf. XIX, Fig. 12). Ihre kugeligen Kerne liegen am Außenrand der Retina, sind aber nicht überall gleich gut zu sehen, weil in dieser Zone das Pigment am stärksten angehäuft ist. Diese Zellen entsenden nach innen zu dünne Fortsätze, die durch die in ihnen lagernden Pigmentkörnchen kenntlich sind und sich zu schlanken Kegeln erweitern, die bis zur Limitans interna der Retina reichen. Zwischen den kegelförmigen Teilen der Stützzellen liegen in etwas verschiedener

Höhe längliche Kerne, die offenbar den Sinneszellen (+ Ganglienzellen?) im Parietalauge bei *Lacerta* (Nowikoff 1907) analog sind. Zwischen ihnen und der äußeren stark pigmentierten Schicht bleibt eine helle Zone, die Nervenfaserschicht, frei, in der feine Fäserchen undeutlich wahrzunehmen sind. Über den Innenrand der Retina ragen cilienartige Fortsätze der Zellen in den Augenhohlraum hinein; sie werden am längsten in den seitlichen Teilen der Retina. Auf ihre Bedeutung für die Bildung des Glaskörpers wurde schon bei den Lacertiden (s. S. 385) hingewiesen. Bei den andern Formen war die Retina meist so stark pigmentiert, daß gewöhnlich nur eine helle Schicht in ihr zu beobachten war, die Nervenfaserschicht (oder, besser gesagt, die Zone, in der bei einem wohlentwickelten Auge die Fasern des Parietalnerven ausstrahlen, die aber bei den meisten Formen nur eine feinkörnige Masse, das Degenerationsprodukt der Fasern, erkennen läßt), ferner öfter Kerne der Stützzellen, in einer einfachen Reihe am äußersten Rande der Retina gelagert. Bei *Lygosoma* schienen mir auch die Ganglienzellen vorhanden zu sein. Bei dieser Form und bei den Embryonen von *Cyclodus*

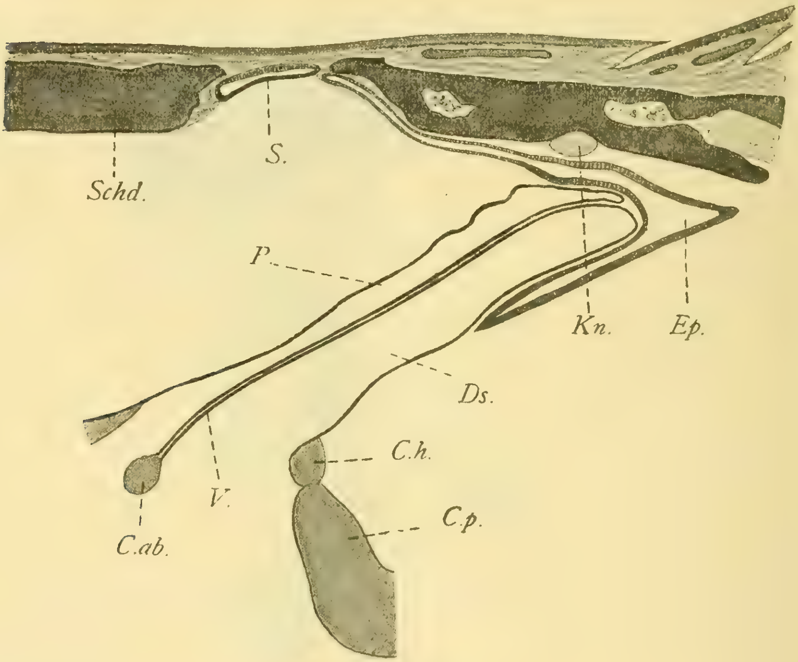


Textfig. *S*.

Mabuia elegans. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 40fach.

und bei *Eumeces* waren auch die in den Augenhohlraum ragenden Fortsätze zu sehen.

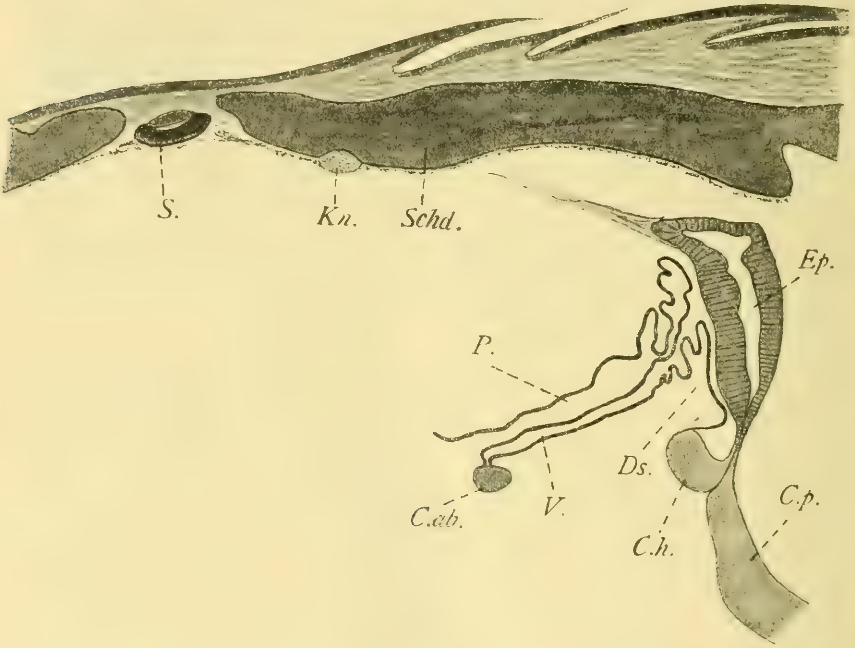
Die Linse besteht durchweg aus den bekannten cylindrischen Zellen (Taf. XIX, Fig. 12); ihre Form ist bald stark bikonvex wie bei *Chalcides tridactylus* (Taf. XIX, Fig. 12, Textfig. *U*) und den Embryonen von *Cyclodus* (Textfig. *R*), bald fast überall gleichmäßig dick, wie bei *Eumeces* (Textfig. *S*), bald konvexkonkav mit nach außen gekehrter Wölbung, wie bei *Mabuia elegans* (Textfig. *S*), bald plankonvex mit nach innen weisender gewölbter Fläche. Man sieht, daß sie bei den schlecht entwickelten Parietalaugen, wie auch bei den andern Familien festzustellen war, nicht mehr konstante, durch optische Bedingungen festgelegte Gestalt besitzt, sondern sich der Gesamtform des Bläschens anpaßt, indem sie bei starker Abflachung des Organs dünner wird und gleichmäßigere Dicke annimmt.



Textfig. *T*.
Eumeces schneideri. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 40fach.

Reste eines Parietalnerven fand ich bei *Chalcides tridactylus* und *Mabuia elegans*. In betreff der ersten Form sagt zwar Spencer (1886, S. 212), daß das Auge offenbar vollständig vom Gehirn getrennt und kein »pineal stalk« erkennbar sei, und LEYDIG (1891, S. 507 u. 508) stimmt mit diesem Autor darin überein. Ich sehe dagegen deutlich bei zweien meiner Präparate einen feinstreifigen Strang (Taf. XIX, Fig. 12), in dem zahlreiche, sehr schlanke Kerne liegen; dieses Gebilde hat in der Nähe des Auges eine leichte Anschwellung, ich konnte es von hier etwa bis zu dem Knorpelinselchen (*Kn.*, Textfig. *U*) zurückverfolgen. Sein Eintritt ins Auge war nicht festzustellen. In seinem Verlauf ist der Strang von Pigmentzellen umhüllt wie der Parietalnerv bei *Lacerta*. Ich glaube, daß dieses Gebilde einen Rest des Parietalnerven darstellt, um so mehr als das Auge von *Chalcides tridactylus* ziemlich gut entwickelt ist. Auch bei *Mabuia elegans* gelang es mir nicht, die Verbindung des Nerven mit dem Auge aufzufinden; hier handelte es sich um einen Strang (*N.p.*, Textfig. *S*), der von der Commissura habenularis (*C.h.*) ausgeht, zunächst zwischen Dorsalsack und Epiphysis, dann zwischen dieser und der Paraphysis verläuft, unter dem Epiphysenzipfel eine Strecke weiter fortführt und sich in der Gegend des Scheitelauges verliert. Die Lage dieses Gebildes läßt wohl keinen Zweifel aufkommen, daß es einen Parietalnerv darstellt. PRENANT (1896, S. 53) beobachtete bei *Scincus officinalis* ebenfalls einen wohlentwickelten Parietalnerven.

Wie schon hervorgehoben, fand ich im Gegensatz zu SPENCER ein Parietalauge bei Embryonen von *Cyclodus*, zwei älteren Stadien von 4 (Körper-) + 2 cm (Schwanz-)Länge. Schon für die Betrachtung mit unbewaffnetem Auge hob sich das Parietalorgan als ein sehr scharf begrenztes, kreisförmiges, bräunliches Gebilde mit hellerer Mitte von der noch weißen Haut ab. Aus den Schnitten (Textfig. *R*) ergibt sich, daß die Schädeldecke im Bereich der Scheitelgegend noch unverknöchert ist, so daß über die Bildung eines Foramen parietale noch nichts auszusagen ist. Nahe unter der Haut, die an dieser Stelle leicht vorgewölbt ist, liegt das Scheitelauge (*S.*), an dem Retina und Linse schon ausgebildet sind; am Innenrand der Retina ist eine geringe Pigmentansammlung vorhanden. Bei einem erwachsenen Exemplar von *Cyclodus* dagegen fehlte, nach SPENCERS Untersuchung (1886, S. 205—208, Taf. XVI, Fig. 18, 19, 20) das Scheitelauge vollständig. Vielmehr lag im Foramen parietale das blasenförmig angeschwollene Ende der Epiphyse. Die dorsale Wand dieser Blase soll sich ihrem Bau nach, abgesehen von den Cilien (die, wie wir nunmehr wissen, ebensogut der Linse wie der Retina eigen sein können), nur wenig von einer Linse unterscheiden, während die untere Wand dadurch, daß ihre Kerne nach außen gerückt sind, ihre Zellkörper die Höhlung des Bläschens auskleiden, Ähnlichkeit mit der Stäbchenstruktur der Retina andrer Formen zeigen soll. Aus all diesem schließt Spencer, daß die Endblase der Epiphyse bei *Cyclodus* ein rudimentär gebliebenes Parietalauge darstelle. Betrachte ich die Figuren Spencers, so scheinen mir die Unterschiede in dem histologischen Bau der dorsalen und ventralen Wand des Bläsches nicht so bedeutend, wie man der Beschreibung nach erwarten sollte, und ich möchte mit Studnička (1905, S. 195—196) glauben, daß es sich hier um eine Endblase der Epiphyse handelt, wie sie auch bei andern Formen neben dem Parietalauge vorkommt. Es handelt sich also bei dem von Spencer untersuchten Exemplar um eine Mißbildung, die einerseits in dem Fehlen des Scheitelauges, anderseits in der Aufblähung des Endzipfels der Epiphyse beruht (denn auch dieser besitzt, wie später zu berichten ist, die gewöhnliche Form); ist es doch nicht gut anzunehmen, daß ein Scheitelauge, welches eine solche Höhe der Entwicklung erreicht hat, wie bei den mir vorliegenden Embryonen, sich im Laufe der Ontogenese restlos rückbilden soll.



Textfig. *U.*

Chalcides tridactylus. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 60fach.

Zwar ist allgemein die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß ein Scheitelauge unter Umständen seinen Zusammenhang mit der Epiphyse noch beim ausgewachsenen Tier behalten haben kann. Darauf scheinen mir zunächst die von mir bei Lacertiden (s. S. 387) beobachteten Entwicklungshemmungen hinzuweisen. Ferner nimmt Klinckowström (1894, S. 276) für *Tejus tejuixin*, dem ein Scheitelauge fehlt, an, daß die distalen Teile der Epiphyse eine Entwicklung durchlaufen, welche an die der Retina des Parietalauges erinnert; daß ähnliche Bildungen auch bei *Iguana* vorkommen können, haben wir schon erwähnt. Vor allem aber glaube ich, daß eine sehr interessante Beobachtung von Gisi (1907, S. 55—56) bei *Hatteria* nur in diesem Sinne zu deuten ist: Ein Parietalauge fehlte bei dem betreffenden Exemplar von *Hatteria* und die Epiphyse endigte sehr weit ausgezogen. Etwas caudal von der Spitze war ihre ventrale Wand verdünnt und retinaartig umgewandelt. Gegen das Lumen zu standen über einer kleinen Fläche stark braun pigmentierte Stäbchenzellen. Dahinter waren in zwei bis drei Schichten große sphärische Elemente angeordnet. Die hoch cylindrischen Neurogliazellen, die sonst im Pinealorgan vertreten sind, waren im Bereich der pigmentierten Stäbchenzellen ausgeschaltet. Auch die feinkörnige, von zartem Fasergeflecht durchwobene Molekular(Nervenfaser-)schicht fehlte der pigmentierten Stelle nicht. Die äußere Schicht der konischen Elemente war jedoch nur angedeutet. An der inneren Peripherie der Stäbchenzellen machten sich einige feine protoplasmatische Ausläufer bemerkbar, wie sie an der Retina des Parietalauges zu beobachten sind. Kurz hinter dieser eigenartig ausgebildeten Stelle der Epiphyse trat ein wohlausgebildeter Nerv zutage, der teilweise im Pinealorgan endigte, größtenteils jedoch mit dem Tractus pinealis in das Habenularganglion einmündete. Insbesondere die Verbindung dieses Teiles der Epiphyse durch einen Nerven mit dem Ganglion habenulae scheint mir sehr für die oben ausgesprochene Deutung dieses eigenartigen Verhaltens zu sprechen. —

Legge (zitiert nach Studnička 1905, S. 196) sah bei 10 mm langen Embryonen von *Chalcides* (*Gongylus*) *ocellatus* eine einfache Ausstülpung, die sich im Verlauf der Ontogenese in eine distale Blase, das Parietalauge, und in eine proximale Partie, die Epiphyse, teilt. Das Parietalauge besitzt eine deutlich bikonvexe Linse, die aus langen Zellen besteht, und eine braunes Pigment enthaltende Retina, deren stäbchenförmige Zellen mit ihren Enden in das Lumen des Organs hineinreichen; zwischen den Basen dieser Zellen liegen kleinere runde Elemente. Am Ende des embryonalen Lebens geht das Parietalauge zugrunde, und es bleibt nur die eigentliche Epiphyse, die sich unterdessen stark vergrößert hat. Bei ausgewachsenen Tieren ist von einer Parietalschuppe einem Scheitelfleck und einem Foramen parietale nichts vorhanden. Ich fand dagegen bei fünf älteren Embryonen, die leider wenig gut erhalten waren — sie wurden aus einem in Alkohol konservierten Tier herauspräpariert —, in der Scheitelgegend einen dunkelbraunen, scharf umschriebenen Fleck, der sich bei der Herstellung eines Totalpräparates der betreffenden Stelle als ein von der Epiphyse vollständig getrenntes Parietalauge erwies. Schnitte zeigten, daß dieses Organ eine Linse und eine pigmentierte Retina besitzt. Erwachsene Tiere, die ich untersuchte, hatten, wie schon gesagt, eine kleine Cornealschuppe mit verschieden deutlichem Scheitelfleck, ein ziemlich kleines Foramen parietale und ein im ganzen normal entwickeltes Scheitelauge, dessen Linse bei einem älteren Tier stark pigmentiert war. Der Widerspruch zwischen diesen Befunden und denen von Legge läßt sich meiner Meinung nach nur durch die Annahme erklären, daß Tiere verschiedener Örtlichkeiten Abweichungen in betreff der Ausbildung des Parietalauges aufweisen.

Nicht bei allen von mir untersuchten Skinken scheint ein Zusammenhang der Epiphyse mit dem Dach des Zwischenhirns zu bestehen: bei *Eumeces* (*Ep.*, Textfig. *T*) liegt das proximale, zugespitzte Ende des Pinealorgans in beträchtlicher Entfernung von der Commissura posterior (*C.p.*) und Commissura habenularis (*C.h.*). Ähnlich verhält es sich bei *Lygosoma*, doch konnte ich nicht bestimmt feststellen, ob nicht doch ein ganz dünner Verbindungsstrang vorhanden war. Auch bei *Mabuia elegans* (Textfig. *S*) konnte ich nicht erkennen, wie es sich damit verhält. Da die Epiphyse aber proximal ganz anders endigt wie in den beiden vorhin erwähnten Fällen, nämlich in einen soliden, dünnen Stiel ausläuft, der nahe bei der Grenze von Commissura habenularis und Commissura posterior aufhört, so glaube ich eher, daß die Epiphyse durch die Präparation abgerissen ist. Die übrigen Formen aber weisen die gewöhnlichen Verhältnisse auf, indem die Epiphyse mit einem soliden, verjüngten Stiel dem Hirndach aufsitzt (Textfig. *U*); nur bei einem Exemplar von *Chalcides tridactylus* besaß der Stiel einen feinen Spaltraum, durch den die Lichtung der Epiphyse mit dem dritten Ventrikel kommunizierte; natürlich steht das Lumen des Pinealorgans bei den untersuchten Embryonen mit dem dritten Ventrikel in Zusammenhang.

Wie auch sonstwo lassen sich an der Epiphyse ein proximaler, schräg nach hinten aufsteigender Abschnitt und ein gegen diesen winkelig geknickter, nach vorn unter dem Schädeldach verlaufender Abschnitt, der Endzipfel, unterscheiden. Der Endzipfel ist gut entwickelt — er übertrifft bei *Lygosoma* und *Eumeces* (Textfig. *T*) an Ausdehnung den proximalen Teil des Organs —, bis zum Ende hohl und erstreckt sich bei *Cyclodus*, *Mabuia*, *Eumeces* und *Chalcides ocellatus* nahe bis zum Scheitelauge, tritt sogar bei *Eumeces* ins Foramen parietale ein und endigt dicht beim Parietalauge; sonst wird dieses durch einen pigmentierten Bindegewebsstrang mit ihm verbunden; besonders deutlich ist derselbe bei *Mabuia elegans* (Textfig. *S*) zu sehen. Ganz anders als bei den bisher erwähnten Arten ist die Form des Pinealorgans bei *Chalcides tridactylus* (Textfig. *U*). Hier ist der distale Teil besonders mächtig ausgebildet in Form einer gedrungenen Keule, die nur einen kurzen, nach vorn weisenden Zipfel hat; an diesen setzt ein Bindegewebsstrang an, der sich der Dura mater anschließt. Nur einmal unter mehreren Exemplaren beobachtete ich, was Leydig (1891, S. 507) bei dem einzigen von ihm an Schnitten untersuchten Tier fand, daß nämlich der Epiphysenzipfel nach hinten zeigt; dieses Verhalten hatten wir als abnormes Vorkommnis schon oben einmal bei *Lacerta dugesi* zu erwähnen; in diesem Falle fehlt natürlich der Bindegewebsstrang, welcher in der Richtung zum Parietalauge verläuft.

Leydig (1891, S. 507) macht darauf aufmerksam, wie weit die Zirbel im Verhältnis zur Lage des Parietalauges nach hinten steht; besser würde man wohl umgekehrt sagen, wie weit das Scheitelauge nach vorn liegt. Am auffälligsten erscheinen diese Verhältnisse, wenn man die Lage des Scheitelauges mit derjenigen der Commissura aberrans (*C.ab.*, Textfig. *R*, *S*, *T*, *U*) vergleicht, die doch einen gewissen Fixpunkt bezeichnet: während das Parietalauge bei *Chalcides tridactylus* weit vor ihr liegt, befindet es sich bei den andern Formen etwa über ihr.

Das Lumen der Epiphyse, welches meist an der Umbiegungsstelle am größten ist, wird nur bei *Lygosoma* und *Chalcides tridactylus* durch eine reichlichere Faltenbildung in unregelmäßiger Weise eingeengt; bei den andern Formen ist die Wand glatt, aber auch dünner. Was den Bau der Epiphyse angeht, so wiederholen sich die früher geschilderten Verhältnisse, indem im Stielteil die Kerne in einfacher Reihe liegen, während sie mit der zunehmenden Dicke der Wand in mehreren Schichten geordnet erscheinen. Sie ragen, wie ich bei *Lygosoma* und *Mabuia* beobachten konnte, mit Fortsätzen in die Lichtung hinein. Diese ist öfter mit Gerinnsel erfüllt, in dem bei *Lygosoma* und *Eumeces* Kerne nachzuweisen waren. Bei *Mabuia elegans* und *Cyclodus* fand sich in der Wand der Epiphyse Pigment.

Der Dorsalsack (*Ds.*) steht mit weiter, durch die Commissura habenularis (*C.h.*) und Commissura posterior (*C.p.*, Textfig. *R*, *S*, *T*, *U*) in seiner Ausdehnung festgelegter Mündung mit dem dritten Ventrikel in Verbindung, zeigt aber im übrigen eine wechselnde Form, indem er bei *Eumeces* und *Lygosoma* seine Weite annähernd beibehält, bei *Cyclodus* und *Mabuia* sich keilförmig nach oben verschmälert. Nur bei *Chalcides tridactylus* ist seine Wand stärker in Falten gelegt. Er reicht manchmal (*Chalcides tridactylus, Mabuia, Cyclodus*) nicht bis zum umgebogenen Teil der Epiphyse hinauf. Seine Wand besteht aus kubischen Ependymzellen.

Im Winkel des Velums (*V.*) liegt die Commissura aberrans (*C.ab.*, Textfig. *R*, *S*, *T*, *U*).

Die Paraphyse (*P.*) ist durch eine schmale Mündung mit dem dritten Ventrikel verbunden, reicht meist höher als der Dorsalsack hinauf und schmiegt sich mit ihrem distalen, in Falten gelegten Teil in die Knickungsstelle der Epiphyse ein. Histologisch besteht sie aus schlanken Ependymzellen, die vor allem im gefalteten Teil Intercellularlücken zwischen sich frei lassen. Bei den Embryonen von *Cyclodus* sah ich an manchen Stellen dieser Gegend in den Zellen rundliche Körnchen, die sich mit Delafields Hämatoxylin stark färbten. Ihre Zahl und Größe wechselte sehr. In manchen Zellen erschienen sie so angehäuft, daß man nichts andres erkennen konnte. Waren sie in geringerer Menge vorhanden, so ließ sich beobachten, daß sie um den Kern herum gelagert sind. Auch im Lumen der Paraphyse fanden sie sich vor.

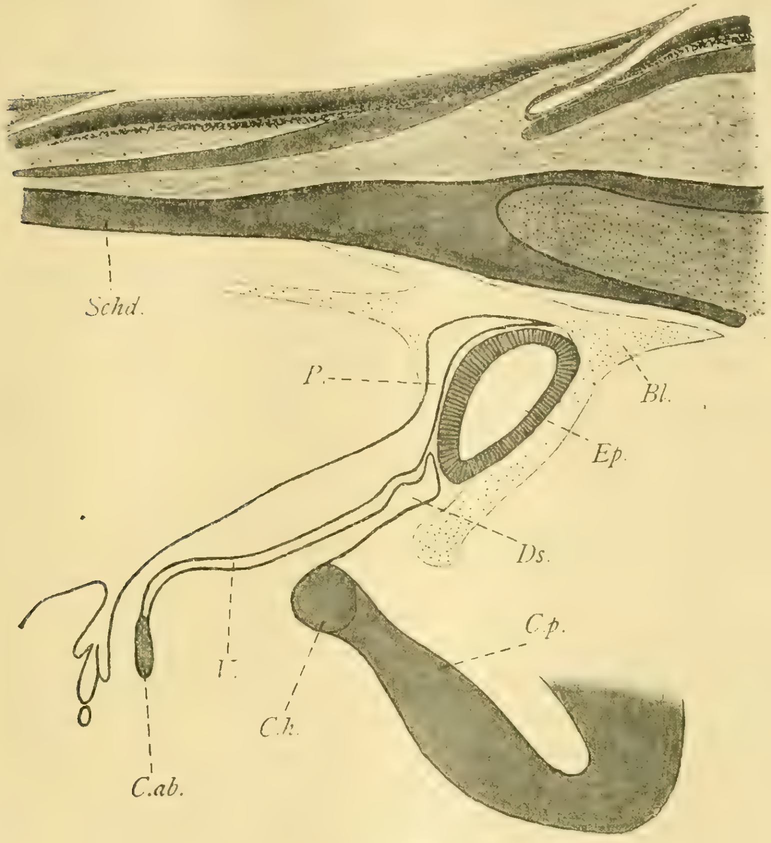
Anelytropidae.

In dem Material, das mir vom Senckenbergischen Museum überlassen wurde, befanden sich einige Exemplare der interessanten fußlosen *Voeltzkowia mira* Bttgr., die von A. Voeltzkow (1893) in Madagaskar erbeutet und von O. Böttger (1893, S. 116—117) beschrieben wurde.

Von einem Scheitelfleck ist bei diesem Tier nichts zu sehen; zwar ist ein großes, dreieckig schildförmiges, mit leicht ausgewölbtem vorderen Rand versehenes Interparietalschild vorhanden, das vorn an das Frontalschild angrenzt, seitlich und hinten von den Scuta parietalia umschlossen wird. (*Voeltzkowia* ist unter den Formen, die ich untersuchen konnte, die einzige, die ein Interparietalschild aber kein Scheitelauge besitzt; hier müssen andre Ursachen für die Existenz dieses Schildes, die wir sonst an die eines Parietalauges geknüpft fanden, verantwortlich gemacht werden.)

Der Mangel eines Scheitelfleckes ließ auf ein Fehlen des Parietalauges schließen. Dies bestätigen die Schnitte. Die Haut mit ihren

Knochentäfelchen und die Schädeldecke (*Schd.*) ziehen unverändert über die Scheitelgegend hinweg, und in Übereinstimmung damit ist von einem Scheitelauge nichts vorhanden (Textfig. *V*). Vielleicht ist hier der Mangel des Lichtes der Anstoß für die völlige Rückbildung des Organs gewesen; denn *Voeltzkowia* lebt unterirdisch in lockerem Sande, und auch die paarigen Augen dieses Tierchens sind stark rückgebildet, worüber ich an andrer Stelle zu berichten gedenke.



Textfig. *V*.

Voeltzkowia mira. **Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 100fach.**

Im Bau des Zwischenhirns ist vor allem das Verhalten der Epiphyse bemerkenswert: sie ist ein kleines, nur durch wenige Schnitte zu verfolgendes, eiförmiges Bläschen (*Ep.*), dessen Spitze nach dem Hirndach zu weist, das aber in beträchtlicher Entfernung von der Commissura posterior (*C.p.*) und Commissura habenularis (*C.h.*) liegt und keinen Zusammenhang mit diesen erkennen läßt. Das läßt auf eine sehr früh sich vollziehende, vollständige Abschnürung des Organs oder auf eine in späteren Embryonalstadien, vielleicht sogar noch im nachembryonalen Leben ablaufende Degeneration des Stielteiles schließen. Somit liegen ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei den systematisch fern stehenden Geckoniden (s. S. 368): hier wie dort fehlt ein Scheitelauge, besteht bei erwachsenen Tieren kein Zusammenhang der Epiphyse mit dem Zwischenhirn und endet der obere Teil des Pinealorgans abgerundet. Histologisch zeigt die Epiphyse die auch anderswo geschilderten Verhältnisse: die Kerne liegen in verschiedener Höhe der Wand. In die Lichtung des Organs hineinragende Fortsätze der Zellen konnte ich nicht beobachten. Das Lumen ist von Gerinnsel erfüllt, in dem einige Kerne liegen.

Der Dorsalsack (*Ds.*) reicht bis an das untere Ende der Epiphyse heran, ist ziemlich schmal und wenig in Falten gelegt. Er besteht aus einer Ependymmembran mit kubischen Zellen.

Das Velum (*V.*) bildet eine glatte Falte; an der Umschlagstelle der Wand des Dorsalsackes in die der Paraphysis liegt die Commissura aberrans (*C.ab.*), die im Schnitt als längliches Oval erscheint.

Auch die Paraphyse (*P.*) ist wenig in Falten gelegt, steht durch eine verengte Mündung mit dem dritten Ventrikel in Zusammenhang und steigt, nach hinten übergelegt, zunächst dem Dorsalsack, dann der Epiphysis sich anschmiegend, bis zum Schädeldach empor. Hier endigt sie in einem rückwärts gewandten, zugespitzten Zipfel, der sich zwischen Epiphysis und Schädeldecke drängt. Somit erinnert auch die Form der Paraphyse durchaus an die der Geckoniden, allgemeiner gesagt an solche Fälle, in denen ein Scheitelauge fehlt. Histologisch unterscheidet sich die Paraphyse vom Dorsalsack durch die schlankere Form der ihre Wand zusammensetzenden Ependymzellen.

Umhüllt sind Epiphysis, Dorsalsack und Paraphysis von Bindegewebe, das reich mit Blutgefäßen versorgt ist (*Bl.*, Blutsinus).

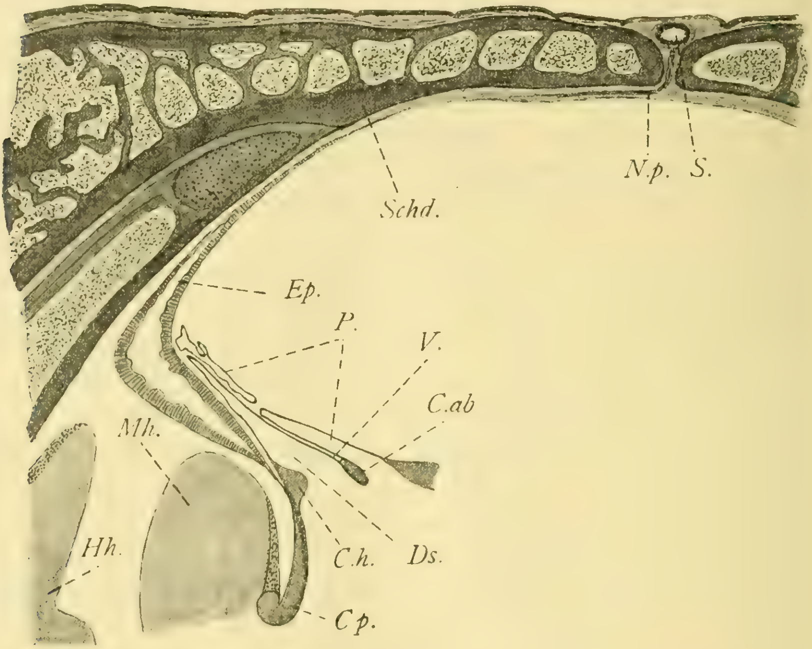
Chamaeleontidae.

Bisher wurde eigentlich nur ein Vertreter der Chamäleontiden, *Chamaeleo vulgaris* L., auf die Scheitelorgane hin untersucht, dieser aber mehrfach, und zwar von DE GRAAF (1886, S. 53), von SPENCER (1886, S. 190—192), OWSJANNIKOW (1889, S. 16—17) und STUDNIČKA (1905, S. 197—199). Über *Chamaeleo bifurcatus* macht SPENCER eine kurze Notiz in betreff der äußeren Wahrnehmbarkeit des Scheitelauges. Was *Chamaeleo vulgaris* angeht, so sind SPENCER und STUDNIČKA zu ganz andern Befunden gelangt wie de Graaf und Owsjannikow. Was ich bei *Chamaeleo pardalis* Cuv. und *Ch. gracilis* Hallow. gesehen habe, schließt sich den Angaben Spencers und Studničkas an. Bei einer dritten Form, *Brookesia stumpfi* Bttgr., konnte ich leider nur die äußeren Verhältnisse untersuchen, weil die Schnittserien mißlangen, da der entkalkte, außerordentlich starke Knochen so zäh war, daß er mit dem Mikrotom nicht bewältigt werden konnte.

De Graaf fand das Parietalorgan bei einem jüngeren Exemplar von *Ch. vulgaris* und sagt, es weise eine geringere Differenzierung auf als das von *Anguis* und *Lacerta*. Bei einem älteren Tier dagegen sollte das Foramen parietale fehlen. Spencer beschreibt das Auge als ein dorsoventral abgeflachtes Bläschen, das in der Längsachse des Körpers verlängert ist und dessen Wände aus schlanken Zellen mit deutlichen Kernen bestehen, die mit langen Cilien in den Augenhohlraum hineinragen; ein Unterschied zwischen Linse und Retina besteht nicht, indem die Zellen der oberen und unteren Wand des Bläschens sich gleich verhalten. Pigment ist nicht vorhanden. Dieselben Verhältnisse beobachtete Studnička. Owsjannikow dagegen unterscheidet an dem Auge des ihm vorliegenden Exemplares Retina und Linse. Die Retina bestand aus zwei Schichten, einer inneren, die sich aus stark pigmentierten Stäbchen zusammensetzte, und einer äußeren pigmentlosen, mit Fasern und Kernen. Die Linse zeigt einen Bau ähnlich wie bei andern Eidechsen. —

Da bei *Brookesia* die kleine Cornealschuppe (Taf. XIX, Fig. 13) sich nicht durch Form, Größe oder Färbung von den Schildern der Umgebung auszeichnet, so ist sie ziemlich schwer zu finden; sie liegt in der Mitte einer Linie, die man erhält, wenn man zwei über den Kopf verlaufende Knochenleisten an ihren vorderen Endpunkten verbindet; diese Leisten gehen vom Hinterrand des Kopfes aus, weichen nach vorn zu auseinander und verstreichen in der Augengegend. Der Scheitelfleck ist pigmentfrei, scharf begrenzt und hebt sich daher bei dunkel gefärbten Tieren, schon für das bloße Auge kenntlich, von der Umgebung als hellere Stelle ab; seine Form ist verschieden nach den Individuen, bald rundlich oval, bald unregelmäßig; bei einem Exemplar lag er auffällig dem Hinterrand der Schuppe genähert. Auch bei *Chamaeleo pardalis* und *Ch. gracilis* ist die Cornealschuppe in keiner Weise vor den umgebenden Schildchen ausgezeichnet, liegt bei der ersten Form am Ende der medianen Crista, die über den Kopf verläuft, bei der letzten in der Mitte einer Linie, welche quer über den Kopf verlaufend die Hinterränder der Augenlider verbinden würde. Bei beiden Arten ist der Scheitelfleck eine rundliche, bzw. längliche hellere Stelle.

Auf Schnitten (Textfig. *W* und *X*) zeigt sich entsprechend dem Bereich des Scheitelfleckes innerhalb der Cornealschuppe und des darunter gelegenen Bindegewebes eine scharf aufhörende Unterbrechung des Pigmentes, so daß man von einer parietalen Cornea reden kann. Der von Markräumen durchbrochene Schädelknochen ist sehr dick und von einem Foramen parietale durchbohrt, das so eng ist, daß es bei *Ch. pardalis* (Textfig. *W*) an seinem unteren, dem Schädelinnern zugekehrten Ende etwa den halben Durchmesser des Scheitelauges besitzt, und auch bei *Ch. gracilis* (Textfig. *X*) an seiner schmalsten Stelle kleinere Ausdehnung besitzt als das Parietalauge (wenn man für dessen Größe den durch Schrumpfung um dasselbe entstandenen leeren Raum berücksichtigt). Diese Verhältnisse bestätigen schön unsre schon früher geäußerte Ansicht über die Abhängigkeit der Größe des Scheitelloches von der Dicke des Parietalknochens. Das Foramen ist von straffem Bindegewebe erfüllt.

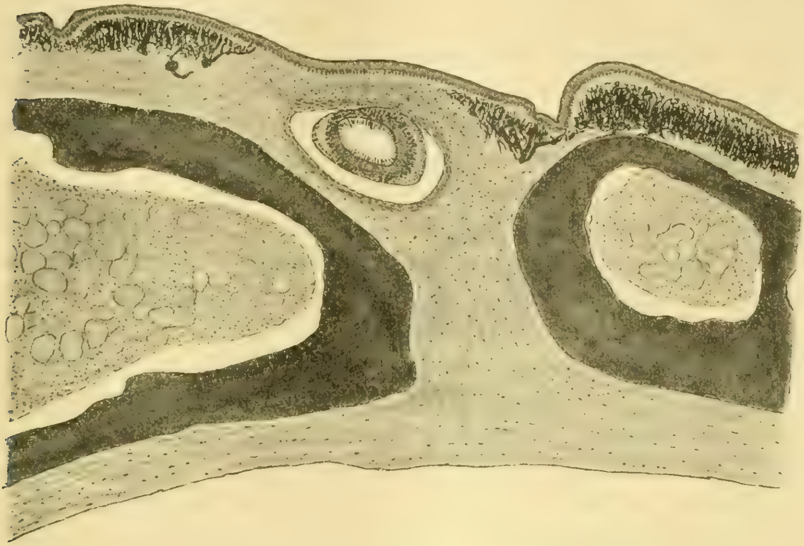


Textfig. *W*.
Chamaeleo pardalis. **Sagittalschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 20fach.**

Über diesem liegt das Scheitelauge (*S.*, Textfig. *W*, *X* u. Taf. XIX, Fig. 14), also am äußeren Eingang zum Foramen parietale, vielleicht besser gesagt schon außerhalb des Scheitelloches, dicht unter der Haut; von dieser ist es nur durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt, die das Auge nach unten zu umgreift und nach Art einer Sclera einhüllt. Die geschilderte Lage ist bei beiden untersuchten Arten durchaus dieselbe; auch SPENCERS Figur (40, Pl. XIX) von *Chamaeleo vulgaris* gibt annähernd die gleichen Verhältnisse wieder. Das Scheitelauge hat die Form eines sagittal leicht verlängerten, dorsoventral zusammengedrückten, oben wenig abgeflachten Bläschens (Taf. XIX, Fig. 14), dessen untere und vor allem obere Wand dünner ist als die seitlichen Wände. Ein wesentlicher Unterschied zwischen der dorsalen und ventralen Wand besteht im histologischen Bau nicht, so daß Linse und Retina nicht zu unterscheiden sind; vielmehr lassen sich überall zwei Zellformen erkennen (Taf. XIX, Fig. 14 und 15). Am Außenrand des Auges findet sich eine Schicht von sehr schlanken, fadenförmigen, locker gelagerten Zellen (*Stz.*, Taf. XIX, Fig. 15), die mit sohlenförmig verbreiterten Basen an die Limitans externa der Retina ansetzen. Ihre Kerne sind die größten der Retina, gegenüber den andern chromatinarm; sie sind in der dorsalen und ventralen Wand annähernd in gleicher Höhe angeordnet, dagegen in den dickeren seitlichen Teilen der Augenblase in verschiedener Höhe (Taf. XIX, Fig. 15), so daß die Zelle, wenn ihr Kern am äußersten Retinarand liegt, nur einen, nach innen verlaufenden Fortsatz besitzt, wenn er aber in der Mitte liegt, nach außen und innen fadenförmige Ausläufer entsendet. Es schien mir, als wenn die distalen Fortsätze bis zur Limitans interna sich erstreckten. Die zweite Art von Zellen ist am Innenrand des Auges in einer viel dichteren Schichtung gelagert (Taf. XIX, Fig. 14); ihre Kerne sind kleiner als die vorhin beschriebenen, chromatinreicher und daher dunkler gefärbt, rundlich oder länglich; ihre cylindrischen Zellkörper setzen sich verjüngt in den Augenhohlraum hinein fort und liefern so die langen Cilien, an denen ein dunklerer basaler Teil von einem helleren distalen sich unterscheiden ließ (Taf. XIX, Fig. 15). Zwischen den beiden erwähnten Schichten sind undeutlich Nervenfäserchen zu erkennen. Diesen Bau zeigen Linsen- und Retinateil des Bläschens gleichmäßig, nur daß in der Linse die Scheidung der Schichten weniger deutlich ist, die Fäserchen fehlen und die Cilien kürzer sind. Augenscheinlich liegen in der äußeren Zellschicht die Stützzellen, in der inneren die Sinneszellen vor. Pigment ist nur sehr spärlich vorhanden, besteht aus kleinen, gelblich braunen Körnchen und ist am inneren Retinarand verteilt. Im Linsenteil ist es weniger reichlich, fehlte hier bei einem Exemplar von *Chamaeleo* *gracilis* vollständig. Der Hohlraum des Auges war bei der letzterwähnten Form mit einer gerinnselartigen Masse erfüllt, in der auch kernartige Bestandteile vorkamen.

Bei einem Exemplar von *Chamaeleo pardalis* sah ich einen Strang aus dem unter der Schädeldecke verlaufenden Bindegewebe in das Scheitelloch eintreten (*N.p.*, Textfig. *W*); er verlor sich an der Unterseite des Parietalorgans. Über seine Natur, ob bindegewebig oder nervös, habe ich kein sicheres Urteil gewinnen können; er unterscheidet sich deutlich von dem umgebenden Bindegewebe durch seine gelbliche Färbung, und wohl zweifellos handelt es sich um den Rest eines Parietalnerven. SPENCER (1886, Fig. 21, Pl. XVI) beobachtete einen derartigen Strang bei *Ch. vulgaris*, der aber bis zum Ende des Epiphysenzipfels zurückzuverfolgen war; er sagt, daß er dem »pineal-stalk« von *Hatteria* in der Struktur gleich sei, und bei dieser Form hat SPENCER sicherlich den richtigen Parietalnerven gesehen, wenn er ihn auch irrtümlicherweise am Ende der Epiphyse entspringen ließ. OWSJANNIKOW (1889, S. 16) berichtet ebenfalls bei *Ch. vulgaris* über ein Bündel von Fasern an der Außenseite des hinteren Randes der Retina, welches man der Analogie nach für ein Nervenbündel halten könnte, dessen Aussehen aber mehr Bindegewebe ähnelte.

Was die Beschaffenheit des Zwischenhirndaches und seiner Anhänge angeht, so stimmen meine Befunde mit denen von GISI (1907, S. 144—145 bei *Chamaeleo vulgaris* überein. Die Commissura posterior (*C.p.*, Textfig. *W*) ist klein und durch ein langes, steil aufgerichtetes Schaltstück mit der Commissura habenularis (*C.h.*) verbunden. Zwischen Schaltstück und Commissura habenularis ist die Epiphyse mit ihrem fadenförmigen proximalen Ende angeheftet. Dieses besteht aus Fasern, zwischen denen einige Zellkerne liegen; ob die Fasern nervöser Art sind, oder ob es sich um Bestandteile der Pia handelt, wie GISI bei *Ch. vulgaris* meint, wage ich nicht zu entscheiden. Im letzteren Falle müßte man eine vollkommene Abschnürung des Pinealorgans annehmen. Bei *Ch. gracilis* vermochte ich überhaupt keinen Zusammenhang der Epiphyse mit dem Gehirn festzustellen. Das Pinealorgan (*Ep*) stellt einen Schlauch dar, der, stark nach hinten geneigt, unter Erweiterung seiner Lichtung zum Schädeldach aufsteigt, hier rechtwinkelig nach vorn umknickt und in einen langen, dünnen Zipfel ausläuft. Die Umbiegungsstelle befindet sich etwa über der Grenze von Mittel- (*Mh.*) und Hinterhirn (*Hh.*); dementsprechend liegt das Scheitelauge (wie bei *Chalcides tridactylus*) sehr weit nach vorn. Nach der Zeichnung von GISI (S. 144, Fig. *U*) endet die Epiphyse bei *Ch. vulgaris* leicht erweitert und abgerundet, während sie nach STUDNIČKA (1905, S. 198) in einen Zipfel ausläuft. Bei *Ch. pardalis* bleibt das Ende des Zipfels weit hinter dem Scheitelloch zurück, bei *Ch. gracilis* reicht es bis unter dieses heran. Die Wand der Epiphyse ist in Falten gelegt, besonders stark bei der letzterwähnten Form. Sie besteht aus sehr schlanken Zellen, die mit Fortsätzen in das Lumen hineinragen. Dieses ist mit gerinnselartigen Massen erfüllt, in denen sich Zellen und Kerne vorfinden; manche der Kerne zeigen eigentümlich tiefe Einkerbungen, andre kleinere liegen dicht zu mehreren beieinander, so daß ich die Vermutung eines Zerfalls der Kerne nicht unausgesprochen lassen möchte.



Textfig. *X*.

Chamaeleo gracilis. Sagittalschnitt durch die Schädeldecke und das Scheitelauge. Vergr. 80fach.

Der Dorsalsack (*Ds.*) ist eine »zusammengepreßte kegelförmige Kuppe«, die mit ziemlich schmaler Mündung mit dem dritten Ventrikel zusammenhängt und bis zur Umbiegungsstelle der Epiphyse hinaufreicht. Er besteht, wie auch sonst, aus kubischen Ependymzellen gegenüber den schlankeren Zellen der Paraphyse. Bei *Chamaeleo gracilis* finde ich diesen Unterschied der Zellen wenig deutlich. Das Velum (*V.*) ist kurz und glatt; im Winkel zwischen seinen Blättern liegt die im Schnitt flachovale Commissura aberrans (*C.ab.*).

Dann folgt nach vorn die Paraphyse (*P.*), ein ziemlich schmaler

Schlauch, der in seinem distalen Teil gefaltet ist und so hoch hinaufreicht wie der Dorsalsack.

Zusammenfassung.

Zum Schluß seien die allgemeineren Ergebnisse zusammengestellt, die sich aus dem mir vorliegenden Material ergeben.

1) Parietalauge. Ein Scheitelauge und damit die von ihm abhängigen Bildungen im Knochen und in der Haut fehlt unter den von mir untersuchten Sauriern (s. Verzeichnis S. 361—363) durchweg den Geckoniden, ferner *Zonosaurus madagascariensis* und *Voeltzkowia mira*; bei allen übrigen Formen (siehe aber S. 395 u. 415) ist es vorhanden, auch entgegen früheren Angaben bei *Cyclodus* und *Chalcides ocellatus*. Wo das Organ besteht, ist es äußerlich durch einen Scheitelfleck angezeigt, eine pigmentfreie oder mindestens sehr pigmentarme Stelle der Haut und des daruntergelegenen Bindegewebes; das Schild, in welchem der Scheitelfleck liegt, die Cornealschuppe, wird in ihrer Gestaltung vom Parietalauge beeinflußt; dies zeigt sich vor allem deutlich da, wo die Cornealschuppe vom Scutum interparietale gebildet wird: die Anwesenheit eines Scutum interparietale ist fast durchweg an die eines Scheitelauges geknüpft. Das Scheitelauge liegt in einer Höhlung des Scheitelknochens, im Foramen parietale, meist unter dem unverknöchert gebliebenen Bindegewebe, welches dieses verschließt, nur bei *Chamaeleo* über demselben; die Weite dieser Öffnung im Knochen ist bei den einzelnen Formen sehr verschieden, selten (*Chamaeleo*) enger als das Parietalauge, oft um ein Vielfaches größer; sie steht in keiner Beziehung zur Größe oder Höhe der Organisation des Scheitelauges, sondern in umgekehrtem Verhältnis zur Dicke des Schädelknochens. Ist das Scheitelloch groß, dann liegt das Auge meist seinem Vorderrand genähert. Die Lage des Scheitelauges in bezug auf das Gehirn schwankt: manchmal erscheint es sehr weit nach vorn gerückt (z. B. *Chalcides tridactylus*, *Chamaeleo*). Bei *Gerrhosaurus* beobachtete ich einen vollständigen Verschluß des Foramens bei Anwesenheit eines Parietalauges. Abgesehen von *Chamaeleo*, ist bei allen von mir untersuchten Formen im Augenbläschen Linse und Retina zu unterscheiden; aber weitaus in der Mehrzahl der Fälle entspricht die Form des Bläschens und insbesondere die der Linse nicht den Bedingungen, die an einen optischen Apparat zu stellen wären. Nach dem, was ich über den Bau der Retina bei den verschiedenen Arten ermitteln konnte, glaube ich, daß die Sinneszellen, Stützzellen, Ganglienzellen und die Nervenfaserschicht in der von Nowikoff bei *Lacerta* und *Anguis*

erkannten Anordnung durchweg vorhanden sind. Am schwierigsten sind die Ganglienzellen nachzuweisen; möglicherweise stellen sie diejenigen histologischen Elemente dar, deren Differenzierung bei einer stärkeren Rückbildung des Organs unterbleibt. Sehr oft zeigt die Retina eine überaus starke, manchmal unregelmäßige, auf eine Degeneration hinweisende Anhäufung des Pigmentes. Dieses findet sich in Form von Körnchen in den Stützzellen, modifizierten Ependymzellen, die histogenetisch den MÜLLERschen Fasern der paarigen Augen entsprechen, aber außer deren Stützfunktion noch die der optischen Isolierung der Sinneszellen übernehmen. Die Fortsätze, welche die Sinneszellen und auch die Zellen der Linse in den Augenhohlraum entsenden, sind gleichwertig den Cilien der Zellen der Ependymmembranen, vollziehen daher keine sensorische, sondern eine secretorische Funktion, indem sie sich an der Bildung des Glaskörpers beteiligen. Einen Parietalnerven konnte ich nur bei wenigen Formen nachweisen. Was die Frage der Entstehung des Scheitelauges angeht, so neige ich nach meinen Beobachtungen an Entwicklungshemmungen bei *Lacerta* mehr zur Ansicht, daß es eine Differenzierung des Epiphysenendes darstelle, als eine von der Epiphyse durchaus unabhängige Bildung.

2) Epiphyse. Zwei Formen der Epiphyse waren bei den von mir untersuchten Sauriern zu unterscheiden: entweder endigt das vom Zwischenhirndach schräg nach hinten aufsteigende Organ mehr oder minder abgerundet oder abgeflacht unter dem Schädeldach und ist demnach im ganzen einer Keule vergleichbar, oder aber es setzt sich weiter in einen Zipfel fort, der unter dem Schädelknochen über das Vorderhirn verläuft und bis in die Nähe des Scheitelauges reicht, sogar ins Foramen parietale eintreten kann. Fast immer ist der Zipfel durch einen Bindegewebsstrang mit dem Scheitelauge verbunden. Seine Ausdehnung kann die des proximalen Teiles des Pinealorgans übertreffen. Die Keulenform findet sich bei den Arten, denen ein Parietalauge fehlt (Geckoniden, *Zonosaurus*, *Voeltzkowia*), das in einen Endzipfel ausgezogene Pinealorgan dagegen bei solchen, die ein Scheitelauge besitzen. Das läßt darauf schließen, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen dem Vorkommen eines Parietalauges und der Form der Epiphyse besteht, der mir in mechanischen Momenten bei der Entwicklung gegeben zu sein scheint (s. S. 368); darauf weist vor allem hin, daß sehr nahe verwandte Arten (*Zonosaurus*, *Gerrhosaurus*), deren eine sich aber von der andern durch den Besitz eines Scheitelauges unterscheidet, dementsprechend verschiedene Form der Epiphyse aufweisen (*Zonosaurus*, *Gerrhosaurus*). Das Lumen der Epiphyse steht bei den

erwachsenen Tieren nur sehr selten mit dem dritten Ventrikel in Zusammenhang (in meinem Material nur einmal beobachtet), und auch dann stellt diese Verbindung nur einen feinen Spalt dar. Meist dagegen ist das Lumen im proximalen Teil der Epiphyse vollständig geschwunden und dieser zu einem verjüngten, soliden Stiel geworden; in ihm sind bisweilen Nervenfasern vorhanden, oder er ist ganz zu einem nervösen Strang umgewandelt. Bei den Geckoniden und bei *Voeltzkowia*, vielleicht auch noch bei einigen andern Formen, kommt es zu einer vollständigen Abschnürung der Epiphyse vom Gehirn; sie hängt alsdann höchstens durch die bindegewebige Pia mater mit ihrer ursprünglichen Anheftungsstelle zwischen Commissura posterior und Commissura habenularis zusammen. Die Wand des Pinealorgans ist bald glatt, bald in Falten gelegt. Was ihren histologischen Bau angeht, so konnte ich fast stets nur eine Art von Zellen beobachten. Im Stielteil der Epiphyse erinnern sie durch die gleichmäßige Anordnung ihrer Kerne an eine Ependymmembran, im distalen Teil aber täuschen sie dadurch, daß die Kerne in verschiedener Höhe liegen, einen mehrschichtigen Bau vor. Hier und da sah ich, daß die Zellen mit Fortsätzen in das Lumen der Epiphyse hineinragen oder konnte Schlußleisten und dicht unter der dem Lumen zugekehrten Oberfläche der Zellen gelegene Blepharoplasten feststellen. Oft ist in den Zellen Pigment von der gleichen Art wie im Parietalauge abgelagert, vornehmlich im distalen Teil des Pinealorgans. Im Lumen der Epiphyse findet sich ein gerinnselartiges Secret, in dem Kerne und zellartige Gebilde, die sich aus dem Verband der Wand gelockert haben, zu sehen sind.

3) Dorsalsack. Der Dorsalsack ist eine Auswölbung der Zwischenhirndecke, die stets mit dem dritten Ventrikel zusammenhängt, da ihre Mündung durch die Commissura habenularis und die Commissura aberrans festgelegt ist. Er reicht meist bis unter den Zipfel der Epiphyse hinauf, ist selten schmal, meist sackartig weit, oder nach oben zu kegelförmig verengt. Seine Wand besteht aus kubischen Ependymzellen und ist glatt oder nur wenig gefaltet.

4) Commissura aberrans. Bei allen untersuchten Formen ist eine mehr oder weniger kräftig entwickelte Commissura aberrans vorhanden, die im Winkel zwischen den beiden Blättern des Velums liegt.

5) Paraphysis. Die Paraphyse bildet einen reich gefalteten Schlauch, der an seinem Ausgangspunkte vom Zwischenhirndach meist sehr eng ist, sich distalwärts aber erweitert und, dem Dorsalsack angeschmiegt, bis unter den Zipfelteil der Epiphyse aufsteigt, oder, bei den

Formen mit keulenförmiger Epiphyse, nach rückwärts umbiegend, den Dorsalsack und die Epiphyse überlagert und vom Schädeldach weggdrängt. Sie besteht aus schlanken Ependymzellen, die vor allem im distalen Teil Intercellularlücken zwischen sich frei lassen.

Bonn, im Dezember 1908.

Literaturverzeichnis.

E. Béraneck, 1887, Über das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. XXI. S. 374.

— 1892, Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième œil des Vertébrés. Anat. Anz. Bd. VII. S. 674.

— 1893, L'individualité de l'œil pariétal. Anat. Anz. Bd. VIII. S. 669.

O. Böttger, 1893, Katalog der Reptiliensammlung im Museum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M.

Bronn, 1890, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Abt. 3. II. Eidechsen und Wasserechsen von C. K. Hoffmann.

O. Bürger, 1907. Estudios sobre Reptiles Chilenos. Publicado en los Anales de la Universidad de Chile. II. El órgano parietal de Phymaturus palluma Gray. p. 7.

R. Burkhardt, 1894, Die Homologien des Zwischenhirndachs und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niederen Vertebraten. Anat. Anz. Bd. IX. S. 152.

— 1894. Die Homologien des Zwischenhirndachs bei Reptilien und Vögeln. Anat. Anz. Bd. IX. S. 320.

J. Cameron, 1903, On the Origin of the Pineal Body as an Amesial structure, deduced from the Study of its Development in Amphibia. Anat. Anz. Bd. XXIII. S. 394.

J. Carrière, 1890, Neuere Untersuchungen über das Parietalorgan. Biolog. Centralblatt. Bd. IX. S. 136.

A. Dendy, 1899, On the Development of the Parietal Eye and Adjacent Organs in Sphenodon (Hatteria). Quaterly Journal of microscop. Science. Bd. XLII. Nr. 5. p. 111.

P. Francotte, 1887, Contribution à l'étude du développement de l'épiphyse et du troisième œil chez les reptiles. Bulletins de l'Académie Royale de Belgique. p. 180.

J. Gisi, 1907. Das Gehirn von Hatteria punctata. Zoolog. Jahrb. Bd. XXV. Abt. f. Anatomie. S. 71.

H. de Graaf, 1886, Bijdrage tot de Kennis van den Bouw en de Ontwikkeling der Epiphyse bij Amphibien en Reptilien. Leyden.

C. K. Hoffmann, 1886, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XI. S. 176.

A. Klinckowström, 1892, Untersuchungen über den Scheitelfleck bei Embryonen einiger Schwimmvögel. Zoolog. Jahrbuch. Bd. V. Abt. f. Anatomie. S. 177.

— 1893, Le premier développement de l'œil pinéal, l'épiphyse et le nerv pariétal chez Iguana tuberculata. Anat. Anz. Bd. VIII. S. 289.

— 1894. Beiträge zur Kenntnis des Parietalauges. Zool. Jahrbuch. Bd. VII. Abt. f. Anatomie. S. 249.

F. Leydig, 1872, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.

— 1891, Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. XVI. S. 441.

— 1896, Zur Kenntnis der Zirbel und Parietalorgane. Abhandlungen d. Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. XIX. S. 217.

— 1897, Zirbel und Jacobsonsche Organe einiger Reptilien. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. L. S. 385.

F. Livini, 1906, Intorno ad alcune formazioni accessorie della vôlta del proencephalo in embrioni di Uccelli (Columba livia dom. e Gallus dom.). Anat. Anz. Bd. XXVIII. S. 241.

W. A. Locy, 1894, The derivation of the Pineal Eye. Anat. Anz. Bd. IX. S. 169.

McKay, 1889, The Development and Structure of the Pineal Eye in Hinulia and Grammatophora. The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. II. Ser. Vol. III. p. 876.

F. Melchers, 1900, Über rudimentäre Hirnanhangsgebilde beim Gecko (Epi-, Para- und Hypophyse). Diese Zeitschr. Bd. LXVII. S. 139.

M. Nowikoff, 1907, Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biolog. Centralblatt. Bd. XXVII. S. 364 u. 405.

Owsjannikow, 1888, Über das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis, nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Tieren. Mém. de l'Académie Impériale de St. Pétersbourg. Sér. 7. Bd. XXXVI.

A. Prenant, 1894, Les Yeux Pariétaux Accessoires d'Anguis fragilis. Sous le rapport de leur Situation, de leur Nombre et de leur Fréquence. Bibliographie anatomique (Separatabdruck).

— 1896, L'appareil pinéal de Scincus officinalis et d'Agama Bibroni (Duméril). Bulletin de la Société des Sciences de Nancy. Tom. XIV. Fasc. XXX. S. 52.

—. Bouin, Maillard, 1904, Traité d'Histologie. t. I. p. 367. Paris.

Rabl-Rückhard, 1881, Über das Vorkommen eines Fornixrudimentes bei Reptilien. Zool. Anz. Bd. IV. S. 281.

W. E. Ritter, 1891, The parietal eye in some Lizards from the western United States. Bull. of the Museum of comp. Zoölogy. Bd. XX. p. 209.

— 1894. On the Presence of a Parapineal Organ in Phrynosoma coronata. Anat. Anz. Bd. IX. S. 766.

W. J. Schmidt, 1908, Über ein Nebenparietalauge bei Lacerta agilis. Anat. Anz. Bd. XXXII. S. 137.

G. E. Smith, 1903, On the Morphology of the Cerebral Commissures in the Vertebrata, with Special Reference to an Aberrant Commissure found in the Forebrain of certain Reptiles. The Transactions of the Linnean Society of London. II. ser. Bd. VIII. p. 455.

W. B. Spencer, 1886, On the presence and structure of the pineal eye in Lacertilia. Quaterly Journal of Micr. Science. Bd. XXVII. p. 165.

J. Stemmler, 1900, Die Entwicklung der Anhänge am Zwischenhirndach beim Gecko (Gehyra oceanica und Hemidactylus mabuia). Limburg.

Strahl und Martin, 1888, Die Entwickelungsgeschichte des Parietalauges bei Anguis fragilis und Lacerta vivipara. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. S. 146.

F. K. Studnicka, 1900, Untersuchungen über das Ependym der nervösen Centralorgane. Anatomische Hefte. Bd. XV.

— 1905, Die Parietalorgane. Lehrbuch der vergl. mikroskop. Anatomie der Wirbeltiere von Oppel, Teil V. (Dieses Werk berücksichtigt die gesamte bis 1905 über unsern Gegenstand erschienene Literatur und enthält ein vollständiges Verzeichnis derselben.)

O. Völker, 1908, Über eine proximal der Epiphyse am Zwischenhirndach auftretende Ausstülpung bei den Embryonen von Larus ridibundus. Anat. Anz. Bd. XXIII. S. 170.

A. Voeltzkow, 1893, Tägliches Leben eines Sammlers und Forschers auf Exkursionen in den Tropen. Berichte der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. 1893. S. 43.

A. Weismann, 1902, Vorträge über Descendenztheorie. Bd. II. S. 128—138. Jena.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX.

Fig. 1. *Agama inermis* Reuss. Scheitelgegend mit Cornealschuppe und Scheitelfleck. Vergr. 11fach.

Fig. 2. *Calotes cristatellus* (Kuhl). Embryo. Innenfläche der Epiphyse. Die Zellen sind durch Schlußleisten voneinander getrennt; in der Mitte jeder Zelle ein Blepharoplast. Vergr. 1300fach.

Fig. 3. *Hoplurus sebae* D. B. Scheitelgegend mit Cornealschuppe und Scheitelfleck. Vergr. 7fach.

Fig. 4. *Hoplurus sebae* D. B. Sagittalschnitt durch das Scheitelauge. Vergr. 230fach.

Fig. 5. *Hoplurus sebae* D. B. Sagittalschnitt durch die Commissura posterior *C.p.*, und die Commissura habenularis *C.h.*; *N.pin.*, Pinealnerv. Vergr. 300fach.

Fig. 6. *Lacerta galloti* D. B. Scheitelgegend mit Cornealschuppe und Scheitelfleck. Vergr. 14fach.

Fig. 7. *Acanthodactylus scutellatus* (Aud.) var. *exigua* Lat. Cornealschuppe mit Scheitelfleck; das Parietalauge schimmert als dunkler Fleck durch. Vergr. 45fach.

Fig. 8. *Gerrhosaurus nigrolineatus* Hallow. Sagittalschnitt durch das Scheitelauge. Vergr. 230fach.

Fig. 9. *Gerrhosaurus nigrolineatus* Hallow. Eine pigmentierte Stützzelle der Retina des Scheitelauges. Vergr. 880fach.

Fig. 10. *Zonosaurus madagascariensis* Gray. Querschnitt durch das Velum. *Ds.*, das zum Dorsalsack, *P.*, das zur Paraphysis gehörige Blatt des Velums; *B.*, Bindegewebe; *C.ab.*, Commissura aberrans. Vergr. 600fach.

Fig. 11. *Zonosaurus madagascariensis* Gray. Schnitt durch eine Falte im distalen Teil der Paraphyse. *Ep.*, Ependymzellen, die zwischen sich Intercellularlücken frei lassen. *B.*, Bindegewebe mit Blutgefäßen, in denen Blutkörperchen (*Bl.*) sichtbar sind. Vergr. 600fach.

Fig. 12. *Chalcides tridactylus* Laur. Sagittalschnitt durch das Scheitelauge und den Parietalnerven. Vergr. 230fach.

Fig. 13. *Brookesia stumpfi* Bttgr. Cornealschuppe und Umgebung. Vergr. 45fach.

Fig. 14. *Chamaeleo pardalis* Cuv. Sagittalschnitt durch das Scheitelauge. *R.*, Retina; *L.*, Linse. Vergr. 150fach.

Fig. 15. *Chamaeleo pardalis* Cuv. Die beiden Zellformen der Retina. *a.*, äußere, *i.*, innere Grenze der Retina; *Stz.*, Stützzelle; *Sz.*, Sinneszelle. Vergr. 880fach.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden.

I. Die Furchung des Eies bis zur Gastrulation.

Von

Erwin Taube.

(Aus dem zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel XX, XXI und 6 Figuren im Text.

Material.

Während eines längeren Aufenthaltes in Bergen (Norwegen) hatte ich im Frühjahr 1907 Gelegenheit, eine größere Menge Euphausideneier — das Material für die vorliegende Arbeit — zu sammeln.

Gegen Mitte März begann das Meeresplancton aufzublühen, und mit einem Schlage veränderte sich das faunistische Bild, das man von den an Bergen angrenzenden Fjorden gewann. Im Laufe des Winters hatte ich mehrfach im Puddefjord und Byfjord in der Nähe der Stadt, sowie in weiter nach außen liegenden Fjorden nach Plancton gefischt und nur sehr geringe Mengen fangen können. Um so überraschender ist daher der rasche Wechsel, der sich im Frühjahr im Laufe von wenigen Tagen im pelagischen Tier- und Pflanzenleben bemerkbar macht. Besonders ist die kolossale Entwicklung von Diatomeen ins Auge fallend. An einer Stelle, wo ich eine Woche vorher das Netz eine halbe Stunde gezogen und dabei nur so viel Plancton gefangen hatte, daß davon das Wasser in einem größeren Gefäß fast nichts an Durchsichtigkeit verlor, zog ich nach einer Viertelstunde das Netz heraus, fand seine Wände ganz braun und den Grund des Netzes mit einer dicken Lage dunkelbraunen Schlammes bedeckt. Da mir die rapide Mengenzunahme der Planctonorganismen zu gewissen Jahreszeiten aus eigner Erfahrung noch nicht bekannt war, glaubte ich anfangs nichts andres, als daß das Netz auf dem Boden geschleift hätte. Ich stellte durch Loten genau die Tiefe fest, warf zum zweiten Male das Netz so aus, daß es unmöglich auf dem Boden schleppen konnte — und fand das Netz doch wieder mit dem rätselhaften, braunen Schlamm gefüllt. Zu Hause klärte mich ein Blick ins Mikroskop sofort über die Natur dieses Schlammes auf — es waren ungeheuere Mengen Diatomeen, hauptsächlich der Gattung *Chaetoceras*.

Um beim Durchsuchen des Planctons nicht durch die Massen des störenden Nebenmaterials behindert zu werden, ist es daher ratsam, Netze mit nicht allzu kleinen Maschen zu verwenden. Mit Seidengaze Nr. 20 erhält man immer gewaltige Mengen von Diatomeen. Man muß Seidengaze Nr. 16 oder Nr. 12 anwenden.

Auch in der Nähe der Stadt Bergen waren im Plancton Euphausideneier, jedoch nicht in sehr großen Mengen, zu finden. Wenn ich das Netz etwa 20—30 Minuten gezogen hatte, fand ich im ganzen Fang vielleicht 50—60 Eier.

Am 2. und 3. April 1907 wurde von der biologischen Station in Bergen eine größere Dampferexkursion unternommen — hauptsächlich um ozeanographische Untersuchungen vorzunehmen —, an der ich Gelegenheit hatte, teilzunehmen. Die Fahrt führte uns mehr in die äußeren Fjorde, den Hjelte- und Herlöfjord. Während dieser Zeit hatte ich mehrfach Gelegenheit, vom Dampfer aus nach Plancton zu fischen. Besonders ein Fang erwies sich als besonders ergiebig, und ihm verdanke ich die Hauptmasse meines Materials. Der Fang wurde gleich an Ort und Stelle konserviert; nach der Rückkehr wurden die Eier ausgesucht und in Alkohol übergeführt. Die genaue Durchsicht und Bearbeitung des Materials konnte erst etwa 2 Monate später in München begonnen werden. Es stellte sich sehr bald heraus, daß das Material in gewisser Hinsicht sehr einseitig und unvollständig war. Es fehlten nämlich merkwürdigerweise fast alle jüngeren Furchungsstadien. Unter mehreren tausend Eiern, die auf das genaueste durchsucht wurden, fand ich nur etwa fünf bis sechs Eier auf dem Stadium von 16 Zellen, während die ersten Furchungsstadien vollkommen fehlten. Leider hatte ich auch versäumt, frei schwimmende Nauplien zu konservieren, weil ich anfangs ihre Zugehörigkeit zu den Eiern nicht genau kannte. Es liegt nahe, das Fehlen der ersten Furchungsstadien dadurch zu erklären, daß der Fang wohl schon zu spät im Jahr vorgenommen war. Daß dieses nicht die richtige Erklärung sein kann, beweist aber der Umstand, daß ich auch noch mehrere Tage später Eier auf verhältnismäßig jungen Stadien (32—62 Zellen) fand. Ich erwähne hier noch, daß die Fänge meist in den Vormittagsstunden, selten am Nachmittage gemacht wurden.

An dem vorhandenen Material konnte ich mit großer Genauigkeit die Furchung des Eies vom 16-Zellenstadium bis zu 122 Zellen verfolgen und für jede einzelne Zelle ihre Genealogie feststellen. Es wäre natürlich von größtem Interesse gewesen, jede Zellgruppe bis zu ihren Urahnen verfolgen zu können, doch dazu mußte erst mein Material vervollständigt werden. Anfang Januar 1908 wandte ich mich daher an einige zoologische Stationen am Mittelländischen Meer mit der Bitte, mir in gewissen Abständen einige Planctonproben zu schicken, die ich auf mein Material hin durchsuchen wollte. Daß die gesuchten Eier im Mittelländischen Meer vorkommen würden, konnte ich aus einer Angabe METSCHNIKOFFS (12, 13) entnehmen, der Eier und Larven in Messina und Villefranche gefunden hatte. Außerdem glaubte ich, daß die Laichzeit der betreffenden Tiere im Mittelländischen Meer früher sein würde, als im Norden, und daß ich also auf diese Weise früher zum gewünschten Material kommen könnte. Später wandte ich mich mit derselben Bitte auch an die biologische Station in Bergen.

Aus Rovigno und Villefranche bekam ich einige Planctonproben zugesandt, in denen aber anfangs nichts vom gesuchten Material zu finden war. In der dritten Sendung aus Villefranche — der Fang war am 8. Februar gemacht — fand ich eine geringe Anzahl von Eiern und einige Nauplien. Hiermit hatte ich also die Gewißheit, daß die Eier auch jetzt in Villefranche zu finden seien. Da ich mir sagte, daß ich durch eignes Nachsuchen an Ort und Stelle viel eher dazu kommen würde, die fehlenden Stadien zu finden, als in einigen mir zugesandten Planctonproben, und da es natürlich auch wichtig war, die am konservierten Material gemachten Untersuchungen noch einmal am lebenden nachzuprüfen, entschloß ich mich zu einer Reise nach Villefranche, um an der dortigen Zoologischen Station meine Untersuchungen fortzusetzen.

Während meines fünfwöchigen Aufenthaltes in Villefranche — von Ende Februar bis Anfang April — habe ich fast täglich das von den Stationsfischern gebrachte Plankton genau durchsucht. Außerdem habe ich selbst zahlreiche Fänge in der Bucht, wie im offenen Meer zu allen möglichen Tages- und Nachtzeiten in den verschiedensten Tiefen von der Oberfläche an bis zu 300 m ausgeführt. Es gelang mir aber nicht, die gewünschten ersten Furchungsstadien zu finden. Dagegen fanden sich ältere Stadien: Gastrulen, Nauplien und das sog. Calyptopisstadium. So zahlreich, wie ich die Eier in Norwegen gefunden hatte, traten sie aber hier niemals auf. Erst in der letzten Zeit meines Aufenthaltes in Villefranche glaubte ich dahinter gekommen zu sein, woran es lag, daß mir nie die jüngsten Furchungsstadien zu

Gesicht kamen. Nach einer frühmorgens unternommenen Fahrt, untersuchte ich den Fang sofort nach meiner Rückkehr, fand in ihm zwar nur einige wenige Eier, darunter aber eins von vier Blastomeren. Unter dem Mikroskop konnte ich die Furchung dieses Eies bis zum Achterstadium beobachten, worauf ich das Ei konservierte. Ich schloß daraus, daß die Eier wahrscheinlich nur in den frühen Morgenstunden abgelegt werden, und da ich bis dahin nur Fänge untersucht hatte, die später gemacht worden waren oder die erst nach einiger Zeit nach dem Fang zur Untersuchung kamen, so befanden sich die Eier stets in einem vorgerückteren Furchungsstadium. Es lag mir daran, diese Annahme dadurch zu prüfen, daß ich Fänge, die frühmorgens gemacht wurden, gleich nach dem Heraufholen konservierte. Von der Administration der Station wurde mir zuvorkommend die Stationsmotoryacht zur Verfügung gestellt, und ich unternahm auf ihr am Morgen eine Fahrt weiter hinaus aufs Meer, während der mehrere Fänge in 300 m, 100 m und an der Oberfläche ausgeführt wurden. Sofort nach dem Heraufholen der Netze wurden die Fänge konserviert. Es fanden sich aber darin nur eine verschwindend geringe Menge von Nauplien und etwas älteren Stadien. Eine einige Tage später unternommene Morgenfahrt hatte dasselbe Resultat. Ich konnte daher mit Sicherheit annehmen, daß die Laichzeit der Tiere schon vorüber sei, und daß sich Anfang April und später bei Villefranche überhaupt nicht mehr junge Furchungsstadien finden lassen würden. Deshalb beendete ich meinen Aufenthalt in Villefranche und kehrte nach München zurück.

In München fand ich eine Sendung aus Bergen vor, enthaltend mehrere Tausend von Euphausideneiern. Meiner Bitte, mir Planctonmaterial zu senden, war man in der liebenswürdigsten Weise entgegengekommen und hatte mir sogar die Mühe des Aussuchens der Eier aus dem Plancton abgenommen. Die erste flüchtige Sichtung des Materials zeigte mir sofort, daß ich es hier fast durchweg mit ganz jungen Stadien zu tun hatte. Bei genauerer Prüfung ergab sich die merkwürdige Tatsache, daß die Hauptmasse des Materials aus Eiern von acht und 16 Blastomeren, bzw. einem Übergangsstadium von acht zu 16 Zellen, bestand. Die ganze Masse der Eier mußte also fast gleichzeitig befruchtet worden sein und sich gleichmäßig weiter entwickelt haben. Vereinzelte Eier, die schon bedeutend älter waren und schon Extremitätenanlagen zeigten, konnten also nicht zum selben »Satz« gehören, sondern mußten früher abgelegt worden sein. Sehr selten waren in der großen Menge Stadien von vier oder sogar von zwei Zellen zu finden. Dagegen fanden sich einige ungefurchte Eier. — Auf meine Anfrage wurde mir mitgeteilt, daß dieser Fang um etwa 1 Uhr nachmittags gemacht worden sei. Meine Annahme, daß die Eier schon in den frühen Morgenstunden abgelegt würden, wie ich nach meinen Beobachtungen in Villefranche schließen zu dürfen glaubte, trifft also jedenfalls für die Verhältnisse in Norwegen nicht zu, denn sonst hätten die um 1 Uhr nachmittags konservierten Eier in der Furchung schon weiter voraus sein müssen.

Geschichtliches.

Über die Entwicklung der Euphausiden existiert eine kleine Reihe von Arbeiten, die sich fast nur mit den Veränderungen befaßt, die das Tier im postembryonalen Zustand durchläuft. DANA (6) beschrieb mehrere pelagische Formen als verschiedene Genera: *Calyptopis*, *Furcilia* und *Cyrtopia*. Von CLAUS wurde aber 1863 (4) der larvale Charakter dieser Formen nachgewiesen und alle drei als frühe Entwicklungsstadien von Euphausiden erkannt. 1869 und 1871 beschrieb METSCHNIKOFF (12 und 13) einige pelagische Larvenformen, die er bei Messina und Villefranche fischte, und die er in die von CLAUS beschriebenen Euphausidenlarven übergehen sah. Doch glaubte er es mit einer andern Art, als der von CLAUS beschriebenen *Euphausia Mülleri* zu tun zu haben. In seinem Bericht über die Schizopoden der Challenger-Expedition (14) konnte G. O. SARS die larvale Entwicklung mehrerer exotischer Euphausiden beschreiben. Einen kurzen Bericht über die Metamorphose der britischen Euphausiden gaben BROOK und HOYLE im Jahre 1887—1888 (2). 1898 erschien eine Arbeit von G. O. SARS: »On the propagation and early development of Euphausiidae (15).« Dieses ist meines Wissens die einzige Arbeit, die sich nicht nur mit der postembryonalen Metamorphose der Euphausiden beschäftigt, sondern auch eine Darstellung der Furchung und der ersten embryonalen Vorgänge gibt.

Die Zweifel, die BROOKS in seiner *Lucifer*-Arbeit (1, S. 63, 64) über die Zugehörigkeit der von METSCHNIKOFF beschriebenen Eier und Larven zu *Euphausia* ausspricht, werden, meiner Meinung nach, vollkommen durch die SARSschen Befunde beseitigt. SARS hat das Ausschlüpfen des Nauplius aus dem Ei beobachtet und beschreibt die Umwandlung des Nauplius bis zum sog. »letzten (oder dritten) Calyptopisstadium«. Einige dieser Larven konnten von ihm als zu *Nyctiphanes norvegicus*, andre zu *Thysanoëssa neglecta* gehörig bestimmt werden. Außerdem käme noch *Boreophausia Raschii* in Betracht, weil diese drei Formen die häufigsten Euphausiden des Christianiafjords wären, aus dem sein Material stammte. Da ich die vollkommene Übereinstimmung meines Materials mit den von Sars beschriebenen Eiern und Larven bis zum Calyptopisstadium habe feststellen können, so kann es sich also im vorliegenden Falle auch nur um eine der drei von Sars genannten Arten handeln.

Methoden.

Der ganze Fang wurde zuerst durch Seidengaze filtriert, um den Überfluß des Wassers zu entfernen, dann in kleinen Portionen unter der Lupe genau durchmustert und die Objekte mit der Pipette herausgefangen. Auf diese Weise konnte man ziemlich sicher sein, auch aus einer großen Planctonmenge, in der nur sehr wenige Eier waren, doch alle herauszufinden. In Villefranche konnte ich fast nur diese Art des Heraussuchens anwenden, weil die Eier dort sehr selten waren. Traten die Eier in sehr großen Mengen auf, wie es in Norwegen der Fall war, so konnte man sich das zeitraubende Aussuchen unter der Lupe ersparen, und der filtrierte Fang wurde sofort in toto fixiert. Nach dem Fixieren wurde der Fang in eine große, flache Glasschale gegossen und auf eine schwarze Unterlage gestellt. Da die fixierten Eier sich jetzt sehr deutlich abhoben, konnte man sie, auch mit bloßem Auge, rasch aussuchen. — Die Fixation geschah hauptsächlich in Bouinscher Lösung (15 Teile gesättigte, wässerige Pikrinsäure, fünf Teile Formol [40%ig] und ein Teil Eisessig). Die Eier wurden 3—5 Stunden in der Lösung gelassen und dann direkt in 70%igen Alkohol übergeführt. Ein vorheriges Auswaschen in Seewasser, das ich anfangs anwandte, erwies sich später als überflüssig. — Der 70%ige Alkohol muß mehrere Male gewechselt werden, bis er die Pikrinsäure möglichst stark ausgezogen hat. Zum späteren Gebrauch wurden die Eier in 96%igem Alkohol aufbewahrt. — Es wurden auch andre Reagenzien zum Fixieren verwandt — Sublimat-Eisessig, Pikrinessigsäure, verdünnte Flemmingsche Lösung und das von Wilson (17) für *Nereis*-Eier angegebene Gemisch von Glyzerin, Wasser und Essigsäure — keines erwies sich aber in dem Maße geeignet, wie die oben angegebene Lösung.

Die Färbung geschah fast nur in Boraxkarmin; Pikrokarmin gab dieselben Resultate. Nach vorhergehender Fixierung in Wilsons Gemisch färbte ich auch zur Untersuchung in toto in Schneiders Essigsäurekarmin. Es ergaben sich aber keine Vorteile gegenüber der »Bouin«-Boraxkarminbehandlung. — Schnitte wurden bisweilen auch nach Heidenhain gefärbt.

Die Untersuchung des Materials geschah in zweierlei Weise:

Untersuchungen an durchsichtig gemachten Objekten in toto und Untersuchungen an Schnitten. Die erste Methode wurde hauptsächlich bei der Untersuchung der Furchungsstadien angewandt. Um die Eier möglichst durchsichtig zu machen, mußten sie in Glyzerin oder in Nelkenöl übergeführt werden. Obgleich Nelkenöl mitunter sehr gute Resultate gab, da es stärker aufhellte als Glyzerin und daher oft auch tiefer liegende Zellschichten erkennen ließ, habe ich es doch im Laufe der Untersuchung immer weniger und weniger angewandt, weil die Objekte im Nelkenöl so brüchig wurden, daß sich selten die genaue Untersuchung eines bestimmten Eies zu Ende führen ließ. — Die Überführung der Objekte aus dem Alkohol in Glyzerin mußte mit allergrößter Vorsicht vorgenommen werden, da sonst Schrumpfungen eintraten. Ich machte gewöhnlich ein Gemisch von zwei Teilen 70%igen Alkohols und einem Teil Glyzerin, in welches dann die Eier aus 70%igem Alkohol mittels des Senkverfahrens übergeführt wurden. Das Probiergläschen mit den Eiern ließ ich dann mehrere Tage offen stehen, wodurch der Alkohol allmählich verdunstete und die Eier äußerst langsam in Glyzerin steigender Konzentration gelangten. Es ergaben sich auf diese Weise die allerschönsten Bilder, besonders wenn die meisten Zellen in Teilung waren und Furchungsspindeln zeigten. — Unter dem mit Wachsfüßchen versehenen Deckglas ließen sich die Eier in Glyzerin durch vorsichtiges Schieben des Deckglases mit einer Präpariernadel leicht hin- und herrollen und in eine jede gewünschte Stellung bringen.

Die weitere Untersuchung der Furchungsstadien zur genauen Aufstellung einer »cell-lineage« geschah in folgender Weise. Von jedem Furchungsstadium wurde mittels des Zeichenapparates und bei Anwendung von Ocul. 1 und Objektiv 7 eine ganze Reihe von Bildern — oft 20 bis 30 — entworfen, so daß auf diese Weise alle Zellen zur Darstellung kamen. Es war meist ratsam, recht viel Bilder von einem Ei anzufertigen, damit jede Zelle mit ihren Nachbarzellen in möglichst geringer perspektivischer Verkürzung zu Papier gebracht wurde. Anderseits war man hierzu auch genötigt, weil sich bei den kugeligen Eiern gewöhnlich nur eine geringe Zahl von Zellen auf einmal als Oberflächenbild zur Darstellung bringen ließ. Es bietet natürlich anfangs Schwierigkeiten, sich in dem Gewirr der Zellgrenzen und der scheinbar gleich aussehenden Zellen zurecht zu finden. Doch läßt sich an jedem Ei von 32 bis 122 Zellen leicht der vegetative Pol an der Größe seiner Zellen erkennen, und hiermit ist schon ein Orientierungs- und Ausgangspunkt gegeben. Schwieriger ist die Sache, wenn man an den animalen Pol kommt. Als bedeutende Erleichterung erweist es sich dann, wenn man ein Ei wählt, an dem alle Zellen der animalen Hälfte in Teilung begriffen sind und sich entweder auf dem Stadium der Kernplatten oder Tochterplatten befinden. Erstens sind dann nicht alle Zellen immer auf demselben Stadium der Caryokinese, und zweitens ist die Lage der Spindeln zu ihren Nachbarspindeln oft eine sehr charakteristische, was sich aber bei ruhenden Kernen noch nicht erkennen läßt. Man kann sich dann leicht unter dem Mikroskop eine bestimmte Zelle merken, die man auf der Zeichnung besonders markieren muß. Rollt man jetzt das Ei so, daß diese Zelle an den Rand rückt und andre dafür zum Vorschein kommen, so hat man immer einen Orientierungspunkt, von dem ausgehend man die übrigen Zellen der Zeichnung numerieren kann. Nachdem ich auf diese Weise mehrere Hundert Zeichnungen angefertigt hatte, bekam ich vollkommen Einblick in die Lage jeder einzelnen Zelle und ihre Beziehungen zu den Nachbarzellen. Nur so war es möglich, sich ein klares Bild von allen Zellgrenzen zu verschaffen, was, wie ich später zeigen werde, von größter Wichtigkeit ist.

Bei der Anwendung der Schnittmethode hatte ich sehr viel mit einer Schwierigkeit zu kämpfen, die zu überwinden mir nur teilweise gelang, nämlich einer genauen Orientierung der Objekte. Es erwies sich nämlich, daß sehr frühzeitig — eigentlich schon beim Achtzellenstadium — eine bilaterale Symmetrie auftritt. Im Stadium von 32 oder 62 Blastomeren wird diese Bilateralität leicht am vegetativen Pol erkannt, wo zwei Zellen genau in der Mediane liegen. Natürlich war es dann nötig, Schnitte sagittal durch diese beiden Zellen und quer zur Symmetrieebene zu führen. Immerhin ist auf diesem Stadium die Orientierung noch verhältnismäßig leichter möglich, weil die Zellen noch sehr groß sind. Ebenso hat man bei älteren Eiern einen Anhaltspunkt an den auftretenden Extremitätenanlagen. Rein unmöglich ist aber die Orientierung im Stadium der älteren Gastrula, weil hier die Zellen schon so klein sind, daß sie nur noch in einem stark aufhellenden Medium, wie Glyzerin oder Nelkenöl im Oberflächenbild zu erkennen sind. Im geschmolzenen Paraffin läßt sich aber von den einzelnen Zellen nichts erkennen, zumal hier die Untersuchung bei schwacher Vergrößerung vorgenommen und sehr rasch ausgeführt werden muß. — Ich habe dann solche Eier nach dem Verfahren von CERFONTAINE (3) in Celloidin-Nelkenöl eingebettet. Weil aber die Eier auch in Celloidin bedeutend an Durchsichtigkeit verlieren und weil das ganze Verfahren ein sehr mühsames und zeitraubendes ist, so habe ich es schließlich aufgegeben. Ich habe dann die Gastrulen ohne vorhergehende Orientierung nach der gewöhnlichen Xylol-Paraffinmethode behandelt und damit noch die besten Resultate erzielt. Natürlich ist dann nur ein ganz geringer Prozentsatz von Eiern wirklich quer oder sagittal geschnitten. Wenn man aber schon einigen Einblick in die Vorgänge einer älteren Gastrula hat, so kann man auch aus Schnitten, die ohne bestimmte Richtung geführt sind, manche interessante Einzelheit entnehmen.

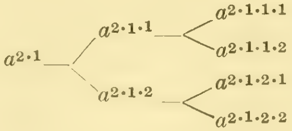
Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, möchte ich es nicht unterlassen, an dieser Stelle allen, die mir bei dieser Arbeit wertvolle Hilfe und Rat angedeihen ließen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Herrn Dr. B. HELLAND-HANSEN, Direktor der biologischen Station in Bergen, danke ich für die liebenswürdige Gastfreundschaft, die ich so lange an der biologischen Station in Bergen genossen und für alle entgegenkommende Hilfe, die er mir beim Beschaffen meines Materials erwiesen hat. Gleichen Dank schulde ich Herrn Dr. DAVIDOFF, Direktor der zoologischen Station in Villefranche. Meinen wärmsten Dank spreche ich Herrn Geheimrat Prof. R. HERTWIG aus, in dessen Institut ich diese Arbeit ausführen durfte und dessen liebenswürdige Leitung und Ratschläge mir von größtem Wert waren. Ebenso danke ich Herrn Dr. GOLDSCHMIDT für manchen anregenden Hinweis, den er mir beim Durchsehen meiner Präparate gegeben hat.

Nomenklatur.

Im folgenden werde ich die WILSONsche Nomenklatur (17) für Zellgenealogie anwenden, nur mit dem Unterschiede, daß ich keine großen Buchstaben zum Bezeichnen des ursprünglichen Macromerenquartetts benutzen werde. Die Furchung ist eine fast vollkommen äquale, so daß keine Unterschiede zwischen Macro- und Micromeren zu erkennen sind. Die vier Zellen des Viererstadiums nenne ich also: *a*, *b*, *c*, *d*. Ebensowenig werde ich im folgenden die Regel streng durchführen, daß die dem animalen Pol näheren Tochterzelle den Index 1 bekommt, während ihre Schwesterzelle, die näher dem vegetativen Pol liegt, mit dem Index 2 bezeichnet wird. Es läßt sich, namentlich in den älteren Furchungsstadien, nur mit allergrößter Mühe, und manchmal überhaupt nicht, feststellen, welche Zelle eigentlich mehr dem einen, und welche mehr dem andern Pol genähert ist, da sich wohl der vegetative Pol, aber nie der animale leicht erkennen läßt. Auch bei meridionalen Teilungen habe ich es nicht durchgeführt, daß stets eine bestimmte Tochterzelle mit dem Index 1 bzw. 2 belegt wird. Die Hauptsache bei einer Nomenklatur für Zellgenealogie soll doch sein, daß man nach der Bezeichnung, die die Zelle trägt, sofort erkennen kann, welches die Urahnen dieser

Zelle sind, und daß man von jeder Zellgruppe sagen kann, ob sie gemeinschaftliche Vorfahren hätte.

Ganz kurz die Grundzüge des angewandten Systems. Die Zellen a, b, c, d zerfallen in die Tochterzellen: a^1, a^2, b^1, b^2, c^1, c^2, d^1, d^2. In der nächsten Generation liefert die Zelle a^1 zwei Zellen $a^{1.1}$ und $a^{1.2}$ aus b^2 entsteht $b^{2.1}$ und $b^{2.2}$ usw. Habe ich nun später z. B. zwei Zellen: $a^{2.1.2.1}$ und $a^{2.1.1.1}$, so kann ich aus den Indices folgendes erkennen. Erstens stammen beide Blastomeren von der a-Zelle des Viererstadiums ab, und zweitens waren sie noch vor zwei Generationen in einer einzigen Mutterzelle vereinigt. Letzteres erkennt man daraus, daß beim Vergleich der Indices von links nach rechts die Ziffern bis auf die beiden letzten gleich sind. In der Zelle $a^{2.1}$ waren also die beiden angeführten Zellen vereinigt, was durch folgenden, kleinen Stammbaum verdeutlicht wird:



Eiablage, Eihüllen.

Da in meinem Material alle Entwicklungsstadien zu finden waren, so ist es wohl sicher, daß die Weibchen der betreffenden Art ihre Eier im Gegensatz zu andern Euphausiden frei ablegen und nicht längere Zeit im Säckchen mit sich herumschleppen. Sars hält es für unzweifelhaft, daß bei den oben genannten, in Frage kommenden Arten die ganze Entwicklung, von der ersten Furchung an, an frei schwimmenden Eiern vor sich geht.

Ganz kurz will ich noch erwähnen, daß Sars eigentümlich gebaute, äußerlich fast wie Eier aussehende Körper beschreibt, die er »Spermatosphären« nennt. Sie sollen Spermatozoen enthalten, die beim Quellen der äußeren Hülle der Spermatosphäre durch besondere Kanäle nach außen gepreßt werden und dann die Befruchtung vollziehen. — Obgleich ich mehrere tausend Eier durchmustert habe, sind mir ähnliche Gebilde nie zu Gesicht gekommen.

Beim Durchsuchen des Planctons fallen die Eier sofort durch ihre Größe und den glashellen Perivitellinraum, der sie umgibt, auf. Der Durchmesser der eigentlichen Eizelle beträgt ungefähr nur $^1/_3$ der ganzen Kugel. Nach außen wird der Perivitellinraum durch eine äußerst zarte und vollkommen durchsichtige Membran begrenzt. Im

Gegensatz zu Sars und mit Brook und Hoyle (2) glaube ich, daß man es hier mit einer richtigen Membran zu tun hat, da man bei stärkerer Vergrößerung und an Schnitten ganz deutlich doppelte Konturen erkennen kann. Der Perivitellinraum ist von einer glashellen Flüssigkeit erfüllt, in der das Ei frei schwimmt. Beim ruhigen Flottieren sinkt das Ei immer auf den Boden des Perivitellinraumes. Bedeckt man Eier mit einem Deckgläschen, so kann man unter dem Mikroskop leicht das Platzen der Membranen beobachten, wenn man mit der Nadel einen leichten Druck auf das Deckglas ausübt. Die Flüssigkeit des Perivitellinraumes hat das Merkwürdige, daß sie durch keins der gebräuchlichen Reagenzien irgendwie sichtbar verändert wird. Osmiumsäure schwärzt zwar die Eier, läßt aber die Flüssigkeit vollkommen klar bleiben. Ebenso dringen die Farbstoffe unbehindert ins Ei, ohne daß irgend eine Veränderung in der Flüssigkeit des Perivitellinraumes hervorgerufen wird. — Eine zweite Hülle hat das Ei in Gestalt einer äußerst feinen Membran, der eigentlichen Dottermembran, die dem Ei eng anliegt. Beide Hüllen lassen sich bis zum Naupliusstadium deutlich erkennen, dann reißen sie und der Nauplius schlüpft aus.

Das ungefurchte Ei.

Fig. 1 ist ein Ei, nach einem Glyzerinpräparat gezeichnet. Man sieht das Plasma als rote Masse durchscheinen. An der Peripherie findet sich ebenfalls eine kleine Plasmaanhäufung, die ich in einem Falle (dem dargestellten) mit der centralen Masse durch einen schwach rot gefärbten Strang verbunden fand. Möglicherweise stellte dieser Strang den Weg eines eingedrungenen Spermatozoons dar. In der Nähe des Eies lag frei im Perivitellinraum ein gefärbtes Körperchen — *R* —, das wahrscheinlich ein Richtungskörperchen darstellte. In Fig. 25 ist ein Schnitt durch ein andres, auch ungefurchtes Ei dargestellt. Das Plasma stellt einen etwas exzentrisch gelegenen Klumpen dar, von dem nach allen Richtungen zahlreiche, sich verzweigende Ausläufer erstrecken. Diese Ausläufer anastomosieren untereinander und stehen mit einer oberflächlichen, dünnen Plasmaschicht in Verbindung. Der ganze, außerhalb der centralen Plasmamasse liegende Raum wird auf diese Weise von einem grobmaschigen Netzwerk durchzogen. Die Maschen dieses Netzes sind dicht mit Dotterplättchen angefüllt. Statt des Kernes finden wir in der dotterfreien Plasmamasse Chromatinbrocken von unregelmäßiger Gestalt. In einigen Schnitten sah man auch schleifenförmige Chromosomen. Der Kern befand sich hier also in Auflösung, eventuell schickte er sich zur Bildung der Richtungsspindel an.

Es war mir nicht möglich, an ungefurchten oder wenigzelligen Eiern einen animalen von einem vegetativen Pol zu unterscheiden. Auch die Lage des Richtungskörperchens, das sich übrigens nicht immer finden ließ, war dafür nicht maßgebend. Es lag nämlich stets in einiger Entfernung vom Ei frei im Perivtellinraum und hatte keine bestimmte Lagebeziehung zum Ei, so daß es beim Drehen des Eies leicht hin- und hergeschoben werden konnte. Daher muß ich die ersten Furchungsstadien ohne bestimmte Orientierung beschreiben. Erst vom 8-Zellenstadium kann ich mit Sicherheit den vegetativen vom animalen Pol unterscheiden.

In allen Abbildungen von Furchungsstadien (Fig. 1—24) ist der Perivitellinraum nicht wiedergegeben.

2-Zellenstadium.

Eier, die sich gerade auf dem 2-Zellenstadium befanden, habe ich nur äußerst selten finden können. In einem Ei war die erste Teilung, wie ich annehme, eben im Gange, denn es fanden sich zwei Plasmaanhäufungen, eine größere und eine kleinere, letztere dicht an die Peripherie gerückt. Leider ist mir dieses Präparat, bevor ich eine Zeichnung davon machen konnte, zerbrochen. Zwei Eier fand ich, die aus je zwei Blastomeren bestanden, in denen aber schon die Kerne für das nächste Stadium vorhanden waren. Eins von diesen Eiern ließ deutlich erkennen, daß die beiden Blastomeren ungleich groß waren. Auch Sars gibt an, daß bei der ersten Furchung zwei Zellen von nicht ganz gleicher Größe entstehen.

In Fig. 2 gebe ich das Bild eines Eies, bei dem die Teilung in vier Zellen schon begonnen hat: die neuen Kerne sind schon in Bildung. In einem andern Falle waren die beiden Blastomeren größer als Halbkugeln. Es findet hier also wohl die auch sonst weit verbreitete Erscheinung statt, daß die Blastomeren nach der Teilung auseinander rücken und sich fast kugelig abrunden. Später treten sie dann wieder zur Bildung einer einheitlichen Kugel zusammen. Wichtig ist es, hier auf die Lage der Spindeln zu achten. Eine Linie, welche die beiden Kerne in je einer Hemisphäre des in Fig. 2 abgebildeten Eies verbindet, gibt die Lage der eben verschwundenen Spindelfigur an. In der oberen (i. d. Z.)[1] Hemisphäre liegt die Spindelachse in der Ebene des Papiers, in der unteren (i. d. Z.) — in einem gewissen Winkel zur oberen. Der dunklere rechts liegende, rote Fleck in der unteren Zelle bedeutet das hervortretende (dem Beschauer zugewandte) Ende der Spindelachse, der hellere Fleck — das zurücktretende (abgewandte). Drehe ich das Ei um 90°, daß die Drehungsachse von rechts nach links in der Ebene des Papiers läuft, und daß der bisher dem Beschauer zugewandte Eipol in die Ebene des Papiers (nach unten i. d. Z.) zu liegen kommt, so würde ich in der Aufsicht, bei durchsichtig gedachtem Ei, die Spindelachsen gekreuzt sehen, wie diese zwei Striche —×—, die sich unter einem Winkel von ungefähr 45° schneiden. Schon durch diese Lage der Spindeln ist die nachherige Lage der Zellen bestimmt, bevor noch das geringste Anzeichen einer Teilung der Zellen aufgetreten ist. Die Furchung findet hier also nach dem »spiralen« Typus statt (»The spiral, oblique or alternating type«, Wilson, 18, S. 368), der besonders für Würmer und Mollusken beschrieben worden ist.

---

[1] Unter » oben « und » unten « verstehe ich hier den oberen und unteren Rand der Zeichnung und deute darauf noch besonders durch die Buchstaben i. d. Z. = » in der Zeichnung « hin. Die Bezeichnung rechts und links ergibt sich von selbst.

4-Zellenstadium.

Die zweite Furche teilt die beiden Hemisphären in je zwei ungleich große Stücke. Fig. 3 zeigt ein 4-Zellenstadium so gezeichnet, daß die beiden Teilprodukte einer Hemisphäre nebeneinander liegen. Die beiden schon aufgetretenen Spindelfiguren, die sich in der Telophase befinden, liegen aber nicht in der Ebene des Papiers, sondern die links oben (i. d. Z.) und rechts unten (i. d. Z.) gelegenen Enden der Spindelachsen sind dem Beschauer näher als die beiden andern Enden. Mit andern Worten: die beiden Spindelachsen liegen auch hier einander nicht parallel, sondern bilden einen gewissen Winkel miteinander. Nach vollendeter Teilung liegen die vier Zellen so, daß sie sich paarweise an einem Eipol berühren, am andern nicht. Wenn alle Furchen gleich lang und gerade wären, so würden sie genau die Kanten eines Tetraeders darstellen (Fig. 4).

Ein paar Worte über die Orientierung des Eies in bezug auf die späteren Stadien. — Da die zweite Furche die Hemisphären des Zweierstadiums in zwei ungleich große Stücke geteilt hat, so besteht das Viererstadium aus zwei größeren und zwei kleineren Blastomeren. Wir stellen jetzt das Ei so, daß wir die beiden größeren Zellen (*b* und *d*, Fig. 4) oben (i. d. Z.) (*b*) und rechts (*d*) haben, und daß die über die zugewandte Eihälfte laufende Furche zwischen *b* und *c* von rechts nach links geht. Die nicht sichtbare Furche an der abgewandten Eihälfte, zwischen *a* und *d*, läuft beinahe senkrecht zur vorhin genannten Furche zwischen *b* und *c*. Wir rollen jetzt das Ei so weit nach links, bis die Spindeln in *b* und *c* annähernd parallel zur Fläche des Papieres liegen, und daß das linke Ende der Spindel in *d* in die Mitte des Bildes zu liegen kommt. Ein Ei in solcher Lage ist in Fig. 5 abgebildet. Nach oben (i. d. Z.) vom linken Spindelende in der *d*-Zelle erkennt man jetzt, meist recht deutlich, eine kleine Plasmaanhäufung (*pl*). Mir fiel diese Plasmaanhäufung zuerst in späteren Stadien auf, ich konnte sie aber dann, als konstant, bis zum Viererstadium zurückverfolgen. Der nun dem Beschauer zugewandte Pol bezeichnet, wie sich später ergibt, den vegetativen Pol des Eies.

8-Zellenstadium.

Schon im Viererstadium läßt sich aus der Lage der Spindeln erkennen, wie die Teilung erfolgen wird. Es resultieren acht Zellen, die gewissermaßen zwei ineinander greifende, nicht ganz geschlossene Ringe darstellen, von denen jeder Ring aus vier Zellen besteht. In diesem Stadium fällt eine Zelle durch ihre Größe und eigentümliche Spindelfigur auf. Sie ist aus dem Ende der *d*-Zelle, das die Plasmaanhäufung enthielt, entstanden. Fig. 6 führt uns solch ein Ei im Kernplattenstadium vor Augen. Man erkennt die zwei ineinander greifenden Zellringe. Der eine, aus den Zellen c^2, c^1, b^2 und b^1 bestehend, liegt parallel zur Ebene des Papieres, und die Spindeln stehen senkrecht zum Papier. Der andre Ring, der von rechts hineingeschoben ist, ist nur zur Hälfte sichtbar, und seine Spindeln liegen parallel zur Fläche des Papieres. Er besteht aus den Zellen d^2, d^1, a^2 und a^1. Die Zelle d^2 bildet das eine Ende dieses Ringes und bezeichnet den vegetativen Pol des Eies. Ihre Spindel zeigt an einem Ende eine viel größere Plasmaanhäufung, als am andern. Eine ähnliche Anordnung weisen auch die Zellen des Ringes c^2, c^1 b^2, b^1 auf, wo die große Plasmamasse näher der Zelle d^2, — d. h. dem vegetativen Pol — liegt und infolgedessen auch Anlaß zur Bildung einer größeren Zelle gibt. Bei der d^2-Zelle ist aber der Unterschied der Plasmaansammlungen an den beiden Spindelpolen ein mehr in die Augen fallender. Dort, wo Zelle d^2 mit der Grenzlinie der Zellen b^2 und b^1 zusammenstößt, also an dem von wenig Plasma umgebenen Spindelende, liegt die schon im vorigen Stadium erwähnte Plasmaanhäufung. Sie tritt konstant auf, ist schon angedeutet, wenn die Kerne noch im Ruhestadium sind, und wird beim Fortschreiten der Caryokinese immer deutlicher. Wie sich später zeigt, wird sie in die nächsten Stadien mit hinübergenommen. — Durch die Lage dieser Plasmaanhäufung und der Spindel ist die Symmetrieebene des späteren Embryo gekennzeichnet. Gleichzeitig können wir bei gleicher Orientierung dieser Spindel ein Links und Rechts am Ei unterscheiden. Als vorderen Pol bezeichne ich den Pol, nach dem die Plasmaanhäufung der d^2-Zelle gerichtet ist. — Es ist merkwürdig, daß die Symmetrieebene das Ei in zwei nicht ganz symmetrische Teile teilt, denn rechts von d^2 liegt die Spindel d^1 parallel zum Papier, hat aber auf der linken Seite kein entsprechendes Gegenstück. Wenn die Spindel von d^2 gleichmäßig ausgebildet wäre, so hätte man eher erwarten können, daß die Symmetrieebene die Zellen des Ringes d^2, d^1, a^2, a^1 halbieren und den andern Ring längs der Furche zwischen c^1 und b^2 teilen würde. Genau genommen ist also das Ei nicht ganz bilateral, denn rechte und linke Hälfte sind verschieden entwickelt, was in späteren Furchungsstadien noch deutlicher zutage tritt.

Ich will gleich an dieser Stelle kurz auf eine eigentümliche Erscheinung hinweisen, die ich genau studiert und erst später im Zusammenhang eingehender besprechen will. Außer dem eben geschilderten Typus von Eiern im Achterstadium, deren vegetativer Pol uns den in Fig. 6 dargestellten Anblick bietet, findet man noch Eier, bei denen die d^1-Spindel nicht auf der rechten, sondern auf der linken Seite liegt. An der rechten Seite sind dann die Spindeln senkrecht zur Ebene des Papieres gestellt, wie sonst auf der linken. Solch ein Ei bietet also das genaue Spiegelbild des zuerst geschilderten Typus, denn diese Umlagerung bezieht sich auf alle Blastomeren. Ja, sogar die d^2-Zelle, die doch genau in der Mittellinie liegt, und deren rechte und linke Hälfte vollkommen gleich zu sein scheinen, muß innerlich eine durchgreifende Umlagerung erfahren haben, wie es an den Teilprodukten dieser Zelle später zu erkennen ist. Wenn in einem Ei die Spindel der d^2-Zelle in ihrer charakteristischen Gestalt noch nicht ausgebildet ist, so wäre ein Vorn und Hinten am Ei schwer zu erkennen, wenn nicht die schon vorhandene kleine Plasmaanhäufung uns den vorderen Pol erkennen ließe. Das Plasma der d^1-Zelle ist frühzeitig so angeordnet, daß sich die spätere, wagerechte Lage der Spindel leicht erkennen läßt. Je nachdem nun die d^1-Zelle rechts oder links am Hinterende von d^2 liegt, haben wir es mit einer gewöhnlichen oder einer sog. »inversen« Furchung zu tun.

In den Fig. 7 und 8 sind noch zwei Ansichten des in Fig. 6 abgebildeten Eies, von rechts und von links gesehen, gegeben. Auf diese Weise sind alle Blastomeren und die Lagebeziehungen der Spindeln zueinander zur Abbildung gekommen, so daß eine weitere detaillierte Beschreibung unnötig ist.

Durch eine große Anzahl von Eiern auf dem Achterstadium habe ich Schnitte geführt, an denen manchmal die Schnittrichtung zu bestimmen war. Fig. 26 zeigt uns einen Schnitt, der fast senkrecht zur Längsachse der d^2-Zelle geführt ist. Die nach innen stumpf kegelförmig vorspringenden Zellen lassen in der Mitte eine Furchungshöhle frei. Die d^2-Zelle zeichnet sich gegenüber den andern Zellen durch ihren größeren Umfang aus. An der Lage der Spindeln ließ sich beim Durchsehen der ganzen Schnittserie erkennen, daß das Ei invers gefurcht war, denn rechts von der d^2-Zelle befinden sich die senkrecht zum Papier gestellten Spindeln. Das Plasma der Zellen liegt ganz an der Oberfläche und sendet in das Innere der Zellen wurzelartige Ausläufer, die vielfach miteinander anastomosieren, so daß ein Plasmanetzwerk gebildet wird, in dem die zahlreichen Dotterplättchen liegen. Zum Innern des Eies hin werden die Plasmafäden immer feiner und können schwer bis ans centrale Ende der Zellen verfolgt werden, so daß die Dotterplättchen frei in der Zelle zu liegen scheinen. Das vorliegende Ei befand sich auf dem Stadium der Tochterplatten, und da die Schnitte sehr genau quer durch die d^2-Spindel gingen, so habe ich in der Serie beide Tochterplatten auf Querschnitten bekommen. Fig. 28 ist einem Nachbarschnitt von Fig. 26 entnommen und geht durch das vordere Spindelende. (Es sind nur das Plasma und Chromosomen gezeichnet; Dotterplättchen wurden weggelassen.) Es ist hier also die kleinere Plasmamasse getroffen. Man sieht von der homogenen, gleichmäßig fein gekörnelten, centralen Masse das Netzwerk der anastomosierenden Zweige ausstrahlen. In der Mitte liegen in einer lockeren Gruppe die sehr deutlich hervortretenden Chromosomen. Das Präparat war einfach mit Boraxkarmin gefärbt, und doch hoben sich die Chromosomenquerschnitte, namentlich bei schwächerer Vergrößerung, wie tief dunkle, äußerst distinkt gefärbte Körnchen vom blassen Protoplasma ab. Wie man sieht, liegen immer zwei Körnchen diplokokkenartig eng beieinander. Ich halte dieses für den Querschnitt der zwei eng aneinander liegenden Schenkel eines winkelförmig geknickten Chromosoms. Einige solcher Querschnitte lagen so eng beieinander, daß dadurch tetradenähnliche Figuren entstanden. Die einzige Schwierigkeit beim Zählen der Chromosomen bestand darin, daß es bei den tetradenartigen Figuren manchmal schwer war, zu entscheiden, ob man es mit einem oder zwei Chromosomen zu tun habe. Da ich aber beim Zählen beider Tochterplatten dieselben Resultate erhielt, so glaube ich, daß ich wohl richtig gezählt habe. Die Zahl der Chromosomen beträgt 38. — Nach Längsschnitten die Chromosomenzahl zu bestimmen, ist meist nicht möglich, da die Chromosomen einander teilweise verdecken und auch so geschlängelt sind, daß sie nicht auf einen Schnitt kommen. Fig. 27 gibt einen Längsschnitt durch eine Zelle aus einem Achterstadium, an der die Kernplatte sehr schön zu sehen war. Der Schnitt war nach HEIDENHAIN behandelt. Ungemein deutlich treten die geschlängelten Chromosomen hervor. Das Plasma hat die charakteristische breite, an den Enden verdickte Spindelfigur angenommen und zeigt eine äußerst feine faserige Struktur. Von den Enden der Spindel treten vacuolisierte Plasmastränge an das wandständige Plasma. Zwischen den Strängen und in den Vacuolen liegen die Dotterplättchen.

16-Zellenstadium.

Während des Überganges zum 16-Zellenstadium kann man zum ersten Male beobachten, daß der animale Pol dem vegetativen in der Teilung seiner Zellen ein wenig vorauseilt. Dieser Unterschied macht sich später immer mehr und mehr bemerkbar und führt schließlich zu einem Alternieren der Teilungsvorgänge an den beiden Polen.

Beim Übergang in das 16-Zellenstadium interessieren uns besonders die Veränderungen, die mit der d^2-Zelle vor sich gehen. Das Eigentümliche der d^2-Spindel bestand darin, daß sie vorn eine kleinere Plasmaanhäufung aufwies als hinten. Es würde nun naheliegen, zu erwarten, daß entsprechend dieser Plasmaverteilung die hintere Zelle größer sein würde, als die vordere. Genau das Umgekehrte findet aber statt. In den Fig. 31—33 gebe ich drei Bilder, nach verschiedenen Eiern gezeichnet, welche die successiven Veränderungen, die die Plasmaanordnung der d^2-Zelle während ihrer Teilung erfährt, darstellen. Bringt man an den Anfang dieser Reihe das in Fig. 6 wiedergegebene Achterstadium, und an das Ende die Abbildung eines Eies von 16 Blastomeren (Fig. 9), so wird durch diese Übergänge die Teilung der d^2-Zelle in ihre Tochterzellen $d^{2 \cdot 1}$ und $d^{2 \cdot 2}$ (vgl. Fig. 6 und 9) vollkommen verständlich.

Nach der Abbildung (Fig. 9) zu urteilen, scheint die Plasmaanhäufung im oberen (i. d. Z.) Winkel der $d^{2 \cdot 2}$-Zelle zu fehlen. Sie ist aber nur in der Ansicht vom vegetativen Pol nicht sichtbar, weil die $d^{2 \cdot 2}$-Zelle zu stark gewölbt ist. Würde man das in Fig. 9 abgebildete Ei vom oberen (i. d. Z.) Rande betrachten, so hätte man ein Bild, wie es Fig. 12 darstellt. Hier ist die Plasmaanhäufung der $d^{2 \cdot 2}$-Zelle, die im Winkel zwischen $b^{1 \cdot 2}$ und $b^{2 \cdot 2}$ liegt, sehr gut sichtbar. — Wie sich auf Schnitten durch etwas spätere Stadien zeigt, hat Zelle $d^{2 \cdot 2}$ eine unverhältnismäßig große Dottermenge bei der Teilung zuerteilt bekommen. Infolgedessen vermag sie nur noch verspätet der nächsten Teilung nachzufolgen und verbleibt dann für längere Zeit in Ruhe, während die übrigen Zellen sich gleichmäßig weiter teilen. Wie schon aus dieser äußeren Verschiedenheit zu erwarten, ist die spätere Bedeutung der Zellen $d^{2 \cdot 1}$ und $d^{2 \cdot 2}$ für den Aufbau des Embryo eine grundverschiedene. Der Beschreibung vorausgreifend, erwähne ich schon hier, daß $d^{2 \cdot 2}$ — oder vielmehr deren Abkömmlinge — bei der Gastrulation in das Innere der Gastrula gedrängt wird und sich hier zu großen Entodermzellen weiter teilt. Ich bezeichne daher $d^{2 \cdot 2}$ von jetzt ab mit dem Buchstaben E. Zwei später auftretende, durch ihre Kerngröße auffallende Zellen, die auch von E abstammen, halte ich für die Urgenitalzellen. — In der Zelle $d^{2 \cdot 1}$ steckt hauptsächlich Mesodermmaterial. Zuerst hat sie aber noch nach ihrer Teilung einen Beitrag für das Entoderm zu liefern.

Von einem Ei mit 16 Blastomeren gebe ich sechs Abbildungen, entsprechend den sechs Flächen eines Würfels. In Fig. 9 erkennt man leicht, daß die Zellen $b^{1 \cdot 2}$, $b^{2 \cdot 2}$, $c^{1 \cdot 2}$, $c^{2 \cdot 2}$ die dem vegetativen Pol zugekehrten Enden der Zellen b^1, b^2, c^1, c^2 des Achterstadiums sind (Fig. 6). In den Zellen $d^{1 \cdot 1}$ und $d^{1 \cdot 2}$ stehen die Spindeln senkrecht zu den Nachbarzellen $b^{1 \cdot 2}$ und $c^{2 \cdot 2}$, was aus der umgekehrten Lage der Spindeln in den entsprechenden Mutterzellen leicht vorauszusehen war.

32-Zellenstadium.

Beim Übergang in das 32-Zellenstadium teilen sich noch alle Blastomeren des vorhergehenden Stadiums, obgleich die E-Zelle erst nach vollendeter Teilung der übrigen Zellen sich zur Teilung anschickt und auch die $d^{2 \cdot 1}$-Zelle ein wenig nachhinkt. Es kommt dadurch vorübergehend zur Bildung eines 30-Zellenstadiums, das ich in Fig. 15 in der Ansicht vom vegetativen Pol abgebildet habe. In $d^{2 \cdot 1}$ sind zwar schon zwei neue Kerne vorhanden, die Teilungsfurche beginnt aber erst durchzuschnüren, in E ist eben erst die Spindel aufgetreten. Die Anordnung des Plasmas ist hier gerade umgekehrt, wie in der früheren d^2-Zelle: die größere Plasmaansammlung nach vorn, die kleinere nach hinten gerichtet. Wieder ist aber das Resultat der Teilung dasselbe, indem die größere Plasmamasse der kleineren, die kleinere — der größeren Zelle zugeteilt wird. Fig. 16 gibt uns ein Bild eines Eies nach vollendeter Teilung der Urentodermzelle in die Zellen E^1 und E^2.

Ein paar Worte muß ich über die Orientierung der nun folgenden Bilder in bezug auf die früheren sagen. Bis jetzt hatte ich den von der Zelle d^2, bzw. ihren beiden Tochterzellen E und $d^{2 \cdot 1}$ eingenommenen Pol als den vegetativen bezeichnet. Tatsächlich ist dieses jetzt nicht mehr ganz richtig, denn nur die beiden Zellen E^1 und E^2 rücken bei der Gastrulation in die Tiefe und bezeichnen die Stelle des

Urmundes, bzw. den vegetativen Pol. In der Fig. 16 ist daher das Ei so gestellt, daß E^1 und E^2 die Mitte des Bildes einnehmen. Die übrigen von diesem Stadium gegebenen Bilder stellen wieder Ansichten von links, rechts, vorn, hinten und vom animalen Pol dar.

Die Ansicht des vegetativen Poles im 32-Zellenstadium und im nächsten Furchungsstadium von 62 Blastomeren gibt ein sehr charakteristisches Bild: die beiden Urentodermzellen (E^1 und E^2), umgeben von einem Kranz von acht Zellen, die durch ihre Größe leicht von den Zellen der animalen Hälfte kenntlich sind. Untersuchen wir nun, wie dieses Bild zustande kommt und vergleichen wir dazu Fig. 9 mit Fig. 16. Im Sechzehnerstadium ist E von fünf Zellen umgeben ($c^{1\cdot2}$, $b^{2\cdot2}$, $b^{1\cdot2}$, $d^{1\cdot1}$ und $d^{2\cdot1}$). Bei der Teilung bleiben die Tochterzellen von $b^{2\cdot2}$, $b^{1\cdot2}$ und $d^{2\cdot1}$ alle in Kontakt mit E, bzw. deren Tochterzellen. Hingegen kann von den Tochterzellen von $c^{1\cdot2}$ und $d^{1\cdot1}$ nur eine in Berührung mit E bleiben, wie aus Fig. 9 leicht ersichtlich ist. Es ergeben sich also $6+2 = 8$ Zellen als neue Umgrenzung von E^1 und E^2; es sind die Zellen $c^{1\cdot2\cdot2}$, $b^{2\cdot2\cdot1}$, $b^{2\cdot2\cdot2}$, $b^{1\cdot2\cdot1}$, $b^{1\cdot2\cdot2}$, $d^{1\cdot1\cdot2}$, $d^{2\cdot1\cdot1}$ und $d^{2\cdot1\cdot2}$ (Fig. 16). Da diese Zellen wie ein Kranz die beiden Entodermzellen umgürten, so bezeichne ich sie mit dem gemeinsamen Namen »Kranzzellen«.

Ich mache darauf aufmerksam, daß bei der Ansicht des vegetativen Pols die E^2-Zelle immer durch ihre größere Plasmamenge, die entsprechend den früheren Stadien im vorderen Winkel angehäuft ist, auffällt. Durch diese Eigentümlichkeit ist es, abgesehen von der nicht sehr bedeutenden Größendifferenz, immer leicht, die E^2-Zelle von ihrer Schwesterzelle zu unterscheiden.

Vom 32-Zellenstadium habe ich wie vom vorhergehenden Stadium sechs Bilder, entsprechend den sechs Würfelflächen, gegeben. Beide Reihen von Abbildungen sind gut miteinander vergleichbar (siehe Figurenerklärung), wobei man aber immer in Betracht ziehen muß, daß die Längsachse (die den animalen mit dem vegetativen Pol verbindet) in beiden Fällen nicht ganz die gleiche ist.

Fig. 34 zeigt uns einen Schnitt durch ein Ei von 32 Zellen. Der Schnitt ist nicht ganz sagittal gegangen, daher sind nicht beide Entodermzellen so getroffen, daß ihre Kerne gleichzeitig sichtbar sind. Der Kern der Zelle E^1 findet sich auf dem nächsten Schnitt. Wenn man beim Betrachten eines Eies von 32 Zellen in toto den Eindruck gewinnt, noch ein aus gleichartigen Zellen gebildetes Blastoderm vor sich zu haben, so wird man durch den vorliegenden Schnitt über die Verschiedenheit einiger Zellen aufgeklärt. Es sind die Zellen E^1 und E^2.

die nicht mehr ihren Blastodermzellencharakter bewahrt haben, sondern hochcylindrisch geworden sind und mit ihrem dotterreicheren Ende sich tief bis über das Centrum des Eies einsenken. Der vorliegende Schnitt war am animalen Pol zerrissen, aber bei der Durchsicht der ganzen Serie konnte man sich leicht davon überzeugen, daß alle Zellen, bis auf die Zellen E^1, E^2, $d^{2\cdot 1\cdot 1}$ und $d^{2\cdot 1\cdot 2}$ sich auf dem Stadium der Tochterplatten befanden. Nur die vier genannten Zellen hatten ruhende Kerne. An E^2 fällt uns die eigentümliche Plasmaverteilung auf. Sie stimmt aber genau mit der aus dem Oberflächenbild gewonnenen Anschauung überein. Der Kern ist von einer reichlichen Plasmamenge umgeben, die sich bis an die Oberfläche und die Wand der nach vorn (im Bilde rechts) gelegenen Zelle ausdehnt. Nach unten reicht das Plasma bis zur Mitte der Zelle und löst sich hier in ein feines Wurzelwerk auf. In der E^1-Zelle sehen wir nur ein schwach entwickeltes Plasmanetz. Der Nachbarschnitt zeigt, daß der Kern dieser Zelle nur von einer äußerst dünnen Schicht Plasma bedeckt ist, von der feine Ausläufer ausstrahlen. — Eine kleine Furchungshöhle ist noch vorhanden, und zwar ist sie unter der E^1-Zelle geräumiger.

62-Zellenstadium.

Die Bilderreihe des vorhergehenden Stadiums (Fig. 16—21) zeigt zwar die Kerne aller Zellen in Ruhe, doch hat sich das Plasma schon an den zukünftigen Spindelpolen zu sternförmigen Figuren angesammelt. Damit ist auch die Richtung der nächsten Teilungsebene gegeben, welche natürlich senkrecht zur Längsachse der durch Kern und Plasmaanordnung gebildeten Figur steht. Der Übergang zum 62-Zellenstadium erfolgt dadurch, daß zuerst alle Zellen der animalen Hälfte und noch darüber hinaus, wie es scheint, gleichzeitig, in Teilung treten. Die Zellen um den vegetativen Pol herum bleiben in der Teilung bedeutend zurück. Es sind dieses die beiden Entodermzellen und die acht Kranzzellen. Erstere teilen sich überhaupt nicht, während letztere nur zögernd der Teilung der übrigen Zellen folgen. Da sich 30 Zellen teilen und zwei ungeteilt in das nächste Stadium übergehen, so besteht dann das Ei aus 62 Zellen. — Befinden sich die Zellen der animalen Hälfte auf dem Stadium der Kernplatten, so zeigen die Kranzzellen noch ruhende Kerne; haben die Kranzzellen ihrerseits die Kernplatten entwickelt, so sind die übrigen Zellen schon bis zum Stadium der Tochterplatten vorgeschritten. Das Eintreten der Kranzzellen in die Teilungsphasen geht nach einer bestimmten, streng eingehaltenen Reihenfolge vor sich. Am weitesten voraus sind stets die Zellen $c^{1\cdot 2\cdot 2}$ und $d^{1\cdot 1\cdot 2}$

rechts und links symmetrisch gelegen (Fig. 16), dann folgen gleichzeitig die nach vorn zu liegenden vier Zellen und schließlich die beiden hintersten $d^{2\cdot 1\cdot 2}$ und $d^{2\cdot 1\cdot 1}$. So geringfügig auch diese kleinen Unterschiede zu sein scheinen, so müssen sie doch irgendwie tiefer begründet sein, denn sonst würden sie nicht mit solcher Konstanz und Regelmäßigkeit auftreten, und — was das Interessanteste ist — sich nicht in genau derselben Weise beim Übergang in das nächste Stadium von 122 Zellen wiederholen.

Die acht Kranzzellen werden durch eine äquatoriale Furche so geteilt, daß die acht um die Entodermzellen herumliegenden Enden als Kranzzellen erhalten bleiben. Da sie von nun an gleiches Schicksal haben, bezeichne ich sie mit den Buchstaben K_1—K_8. K_1 liegt am linken Ende der Transversalachse und würde nach der bisherigen Nomenklatur mit $b^{2\cdot 2\cdot 1\cdot 2}$ bezeichnet werden. Die Numeration erfolgt dann weiter im Sinne des Uhrzeigers (Fig. 22). Von ihren Schwesterzellen rücken sechs in den Verband der übrigen Ectodermzellen, während zweien ein besonderes Schicksal zugewiesen ist. Es sind dieses die am hinteren Ende gelegenen Zellen $d^{2\cdot 1\cdot 2\cdot 1}$ und $d^{2\cdot 1\cdot 1\cdot 1}$, aus denen später Mesenchym zur Bildung von Muskeln entsteht. Ich bezeichne sie von nun an mit den Buchstaben M_I und M_{II} und nenne sie und ihre Nachkommen »Mesenchymzellen«.

Fig. 22 gibt uns ein Bild eines Eies von 62 Zellen, vom vegetativen Pol aus gesehen. Das Ei befand sich kurz vor dem Übergang in das nächste Stadium. Sämtliche Zellen der animalen Hälfte zeigten weit auseinander gerückte Tochterplatten. An vielen Zellen des animalen Pols (Fig. 24) ließ sich auch schon das Einschneiden der neuen Furche beobachten. Fig. 22 zeigt sehr schön, wie zum vegetativen Pol hin die Zellen immer mehr und mehr zurückbleiben. Die Kranzzellen zeigen, mit Ausnahme von K_5 und K_8, ruhende Kerne. K_6 und K_7 zeigen aber durch ihre abweichende Plasmaanordnung, daß auch sie, entsprechend dem Verhalten ihrer Mutterzellen, mit ihren Genossinnen nicht den gleichen Teilungsschritt einhalten. Die Kranzzellen sind von einem Ring von zehn Zellen umgeben, von denen acht Schwesterzellen der Kranzzellen sind. Diese acht haben nun, gewissermaßen als gemeinschaftliches Erbteil, den langsamen Teilungsschritt ihrer Vorfahren erhalten, und zwar genau mit all' den kleinen Unterschieden, wie sie sich beim Übergang zum 62-Zellenstadium zeigten. So sind M_I und M_{II} weit in der Teilung zurück und zeigen ruhende Kerne, in den vier Schwesterzellen von K_1—K_4 sind die Kernplatten eben aufgetreten (bzw. in der einen Zelle schon Tochterplatten), während $c^{1\cdot 2\cdot 2\cdot 1}$ und

$d^{1 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1}$, die Schwesterzellen von K_8 und K_5, am weitesten in der Teilung voraus sind. Wenn an einem Ei auch nicht immer alle diese Vorgänge deutlich zu überblicken sind, so konnte ich mich doch bei der Durchsicht einer größeren Anzahl davon überzeugen, daß die Teilungsvorgänge immer in der geschilderten Weise verlaufen. — In dem beschriebenen Ei (Fig. 22) liegen die Zellen E^1 und E^2 nicht mehr ganz an der Oberfläche, sondern sind ein wenig in die Tiefe gerückt und von den centralen Enden der Kranzzellen etwas überdeckt. In Eiern mit ruhenden Kernen, oder wo die Teilung noch nicht so weit vorgeschritten ist, tragen die beiden Entodermzellen mit ihrer Oberfläche noch mit zur Bildung des Blastoderms bei. Ich habe aber absichtlich zur Darstellung ein Ei, dessen Zellen in vollster Teilung sind, gewählt, weil sich natürlich nur hier die verschiedenen »Phasendifferenzen« darstellen und beschreiben lassen.

Da die Teilung der übrigen Zellen weiter nicht von besonderem Interesse ist, so begnüge ich mich, nur noch zwei Abbildungen dieses Stadiums zu geben: eine Ansicht vom animalen Pol und eine von hinten. Ich habe aber für jedes Zellterritorium genaue Zeichnungen angefertigt und die Descendenz jeder einzelnen Zelle festgestellt.

In Fig. 35 gebe ich noch einen Sagittalschnitt durch ein Ei kurz vor dem Abschluß der Teilung zum 62-Zellenstadium. Wir finden wieder die beiden E-Zellen, von denen sich E^2 durch größeren Plasmareichtum auszeichnet. Unter E^1 ist noch ein kleiner Rest einer Furchungshöhle nachgeblieben. Es fällt auf, daß die beiden Entodermzellen in der Höhe ihrer Kerne ein wenig eingeschnürt sind. Die Teilung der Zellen am animalen Pol ist fast vollendet: die neuen Kerne sind überall schon zur Ruhe gekommen; in einzelnen Zellen sind aber die neuen Zellwände noch nicht ganz ausgebildet und man sieht nur das beginnende Einschneiden der Furche. —

122-Zellenstadium und Gastrulation.

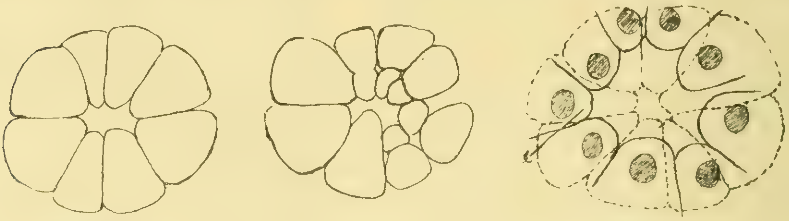
Von den 62 Zellen des vorigen Stadiums teilen sich die beiden Entodermzellen nicht, sondern rücken in die Tiefe. Es sind somit 122 Zellen im Ei vorhanden.

Den Übergang von 62 zu 122 Zellen konnte ich, außer am konservierten Material, einmal in Villefranche an einem lebenden Ei genau verfolgen. Ich lasse hier eine Beschreibung dieses Vorganges folgen, dargestellt nach der Niederschrift, die ich mir sofort nach der Beobachtung machte.

Am 26. März fand ich beim Durchsuchen des Planctonfanges außer einigen Calyptosisstadien nur ein einziges, noch von dem durchsichtigen Perivitellinraum umgebenes Ei. Die Untersuchung unter dem Mikroskop ließ mich sofort erkennen, daß ich es hier mit einem jüngeren Stadium von 62 Zellen zu tun hatte. Am vegetativen Pol ließen sich die so charakteristischen zwei mittleren, großen Zellen — die Urentodermzellen —, umgeben von ihrem Kranz von acht Zellen, erkennen. Ich wollte eben den Zeichenapparat aufsetzen, um vom lebenden Objekt eine Skizze zu bekommen, als ich bemerkte, daß die Lage der acht Kranzzellen sich ein wenig verändert hatte. Es schien, als ob einige Zellen über die andern geschoben wären, und daß die beiden mittleren Zellen nun tiefer als einige Minuten früher lagen. Mein Nachbar, dem ich auch die erste Ansicht des Objekts gezeigt hatte, konnte mir diese Beobachtung von sich aus bestätigen. Als ich das Objekt herumdrehte und vom animalen Pol aus betrachtete, konnte ich die Ursache dieser Veränderung sofort erkennen. Die ganze animale Hälfte des Eies befand sich in Teilung, und da die Teilung ziemlich schnell vor sich ging, hatte ich in schönster Weise Gelegenheit, die Annahmen, die ich mir über den Teilungsvorgang gebildet hatte, durch Beobachtung am lebenden Objekt bestätigen zu können. Vor allen Dingen war es klar, daß, wie es ja schon am konservierten Material zu erkennen gewesen war, die Zellen am vegetativen Pol sich immer dann in Ruhe befanden, wenn die animale Eihälfte in Teilung begriffen war. Am beobachteten Ei waren die Zellen des animalen Pols gerade in den letzten Stadien der Caryokinese, in der Telophase. Ich konnte an einigen Zellen deutlich das Auftreten der neuen Querwand erkennen. Durch das gleichzeitige Auftreten so vieler Spindeln an der animalen Eihälfte und durch die gleichzeitig erfolgende Teilung aller betr. Zellen, üben die Zellen der animalen Hälfte einen gewissen Druck aufeinander aus. Diesem Druck können aber zurzeit nur die Zellen der vegetativen Hälfte, die sich gerade nicht in Teilung befinden, nachgeben. Dieses geschieht in der Weise, daß die beiden Urentodermzellen in die Tiefe gedrückt und die Kranzzellen teilweise übereinander geschoben werden. In der Textfig. 1 erkennt man, daß zwei Paar gegenüberliegende Zellen des Kranzes kleiner sind, als die beiden andern Paare. Leider habe ich bei der Eile, in der ich die Beobachtungen und Zeichnungen machen mußte, versäumt, die Lage der beiden Paar kleinerer Kranzzellen in bezug auf die beiden großen Entodermzellen (d. h. ob sie rechts und links oder vorn und hinten lagen) festzustellen, was ganz leicht durch Einzeichnen der Grenzlinie zwischen E^1 und E^2 zu machen gewesen wäre.

Das gleichzeitige Auftreten der Furchungsspindeln in allen Zellen der animalen Eihälfte und das dadurch hervorgerufene Hinabgedrängtwerden der E^1 und E^2-Zelle ist der Beginn der Gastrulation, die sich also beim Übergang vom 62- zum 122-Zellenstadium zum ersten Male bemerkbar macht.

Gleich nach vollendeter Teilung der animalen Zellen, teilen sich auch die Zellen am vegetativen Pol, nämlich die Kranzzellen und der sie begrenzende Zellring. Am lebenden Objekt konnte ich nur die Teilung der Kranzzellen beobachten, während die andern Zellen durch die Lage des Objekts meinen Blicken entzogen waren. In den Kranzzellen sind die Spindeln radial gestellt. Wenn wir daher das Ei vom vegetativen Pol aus betrachten, so liegen die centralen Enden der Kranzspindeln in einer tieferen Ebene als die peripheren, und bei der Teilung kommt ein Oktett von Zellen höher als das andre zu liegen. — Es ließ sich beobachten, daß die Teilung der Kranzzellen nicht gleichzeitig vor sich ging, sondern, von der einen Seite beginnend, nach der andern hin fortschritt. Die Lage der Kranzzellen und das Auftreten der Teilungsfurchen habe ich in den Textfig. 1—3 wiedergegeben, die nach dem lebenden Objekt mittels des Zeichenapparates entworfen wurden. Textfig. 1 (gezeichnet 10 Uhr 56 Minuten) stellt die Zellen noch in Ruhe dar, in der nächsten Figur, die 2 Minuten später gezeichnet wurde, ist auf der rechten Seite die Teilung schon erfolgt. Nach weiteren 2 Minuten hatten sich alle Kranzzellen geteilt[1]. Textfig. 3 wurde 12 Mi-



Textfig. 1. **Textfig. 2.** **Textfig. 3.**

Teilung der Zellen am vegetativen Pol beim Übergang vom 62- zum 122-Zellenstadium.

---

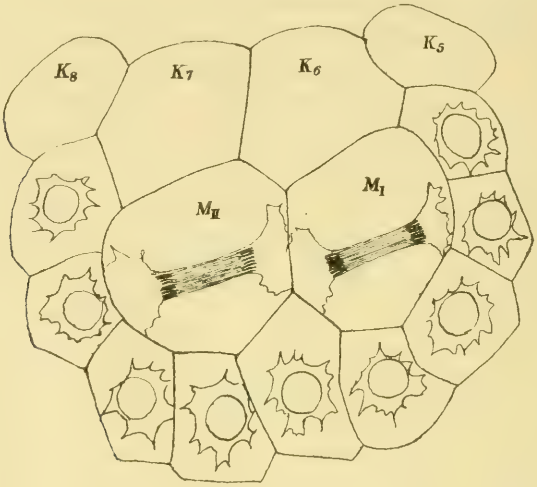
[1] Als ich seinerzeit die oben wiedergegebenen Textfiguren entwarf, war mir noch nicht klar, ob das ungleichzeitige Auftreten der Teilung bei den Kranzzellen in der Mediane oder in einer andern Richtung erfolgt. Beim Vergleich mit konserviertem Material (z. B. Fig. 22) glaube ich den oben geschilderten Vorgang richtig dahin zu deuten, wenn ich annehme, daß die zuerst sich teilenden Zellen nach vorn zu liegen, während die beiden großen, zuletzt sich teilenden Zellen die Zellen K_6 und K_7 sind.

nuten nach Textfig. 1 gezeichnet. Es ließen sich bei verschiedener Einstellung zwei Zellkränze erkennen. Bei tieferer Einstellung sah man die Grenzen von acht eng aneinander liegenden Zellen — den Abkömmlingen der Kranzzellen, die ich als Oktett I bezeichnen will. In der Abbildung sind sie durch punktierte Linien wiedergegeben. Die Zellen des Oktett I haben alle im optischen Schnitt ungefähr die Form von gleichschenkeligen Dreiecken mit abgerundeten Ecken. Die Grundlinien der Dreiecke sind nach außen, die Scheitelwinkel nach innen gerichtet. Letztere umschließen ein kleines Oval, den tiefsten Grund des Urmundes. Bei höherer Einstellung sieht man die über dem Oktett liegenden Zellen — also die Kranzzellen. Auf der Zeichnung, die ich mit dem Zeichenapparat entwarf, ergab sich merkwürdigerweise, daß nicht acht, sondern neun Zellen den Urmund begrenzen. Ganz genau kann ich diese Erscheinung, die mir ganz neu war, nicht erklären. Ich glaube, daß die mit x bezeichnete Zelle keine eigentliche Kranzzelle ist, sondern sich zwischen die Kranzzellen hineingedrängt hat. Auf der andern Seite des Urmundes, der Zelle x gegenüber, sehen wir die Kranzzellen auch ein wenig auseinander gerückt. Vielleicht ist auch dieser Spalt durch den Druck der nach außen zu liegenden Zellen verursacht. Leicht möglich ist es, daß diese Erscheinung durch die anormalen Bedingungen, unter denen sich das Ei befand — das Ei war die ganze Zeit unter dem Deckgläschen und wurde mehrfach hin- und hergerollt —, hervorgerufen wurde. Da ich viele Eier auf dem Stadium von 122 Zellen, d. h. nach dem Abschnüren des Oktett I, untersucht und immer die Kranzzellen in normaler Lage gefunden habe, so bin ich überzeugt, daß das beschriebene Bild ein Ausnahmefall ist und wahrscheinlich auf die etwas anormalen Bedingungen, unter denen sich das Ei befand, zurückzuführen ist.

Ich will nun die Vorgänge, die sich am lebenden und konservierten Material äußerlich beobachten ließen, an der Hand von Schnitten noch erläutern und belegen. Fig. 36 gibt uns ein sprechendes Bild von den oben beschriebenen Vorgängen. Der Schnitt ist sagittal geführt und trifft daher wieder die Kerne der beiden E-Zellen. Das Ei befand sich auf einem Stadium kurz vor dem Abschluß zu den letzten Teilungen, die zur Bildung von 122 Zellen führen. Die 8 Kranzzellen haben ihre Teilung noch nicht beendet; das Ei besteht also in diesem Augenblick aus 114 Zellen[1]. Das Bild verdeutlicht sehr gut, wie infolge des von den animalen Zellen nach allen Seiten hin ausgeübten Druckes die beiden Entodermzellen in ihrem oberen Teil zusammengedrückt und halsartig eingeschnürt werden. Wie man sieht, sind die Spindeln der Kranzzellen schon radial angestellt. Erfolgt nun die Teilung, so wird von dem abgeschnürten Oktett I ein noch stärkerer Druck auf die beiden Entodermzellen ausgeübt, sie werden von der Oberfläche ganz abgedrängt und rücken so mit dem nachfolgenden Oktett in die Tiefe: die Gastrulation ist erfolgt. Diese letzten Vorgänge werden uns durch die beiden folgenden Bilder (Fig. 29, 30) vor Augen geführt. Es sind nur die uns interessierenden Abschnitte der Schnitte dargestellt. Die Schnittrichtung ist dieses Mal senkrecht zur Symmetrieebene erfolgt, so daß natürlich die beiden *E*-Zellen nicht auf einmal getroffen sein können. Auf dem ersten Schnitt sehen wir den offenen Urmund und zwei Zellen des Oktett I. Einige Schnitte weiter ist außer den Oktettzellen der große Kern einer der Entodermzellen getroffen, der fast bis zum Centrum des Eies hinabgedrängt worden ist.

---

[1] Im Schnitt sind 14 Zellen getroffen (die beiden E-Zellen nicht mitgerechnet), von denen zwei in Teilung sind. Vergleicht man diesen Schnitt mit dem Schnitt



Textfig. 4.
Ei von 112 Zellen in der Ansicht von hinten.

---

durch das 62-Zellenstadium (Fig. 35), wo, nach vollendeter Teilung, auch 14 Zellen getroffen wären, so könnte man zu der Ansicht kommen, es handle sich hier um dasselbe Stadium. Ein Blick auf die Lage der Spindeln in der mittleren Zellreihe (Fig. 23) erklärt uns die Verhältnisse. Die Tochterzellen der mittleren Zellreihe rücken nach rechts und nach links, vergrößern also nicht die Zahl der Zellen in einem median geführten Schnitt.

Die Plasmastrahlung, die in den beiden Oktettzellen in Fig. 29 sichtbar ist, erkläre ich mir als das erste Anzeichen einer viel später eintretenden Teilung.

Wie ich schon oben hervorgehoben habe, bleiben beim Übergange zum 122-Zellenstadium die Kranzzellen und die Zellen M_I und M_{II} gegenüber den übrigen Blastodermzellen in der Teilung weit zurück. Zweimal fand ich Eier, in denen dieses besonders eklatant zum Ausdruck kam. Textfig. 4 stellt solch ein Ei in der Ansicht von hinten dar. M_I und M_{II} haben weit auseinander gerückte Tochterplatten, und auf einem ähnlichen Stadium befanden sich die Kranzzellen. Alle übrigen Zellen zeigten ruhende Kerne. Das Plasma umgab in unregelmäßiger Sternfigur die Kerne und war noch nicht polar angeordnet, so daß sich auch die Richtung der nächsten Teilungsebene nicht voraussehen ließ. Da Oktett I noch nicht abgeschnürt war, und M_I und M_{II} sich noch nicht geteilt hatten, bestand somit das Ei aus 112 Zellen. Ich glaube übrigens, daß dieser Zustand gewöhnlich von nur sehr kurzer Dauer war, da dieses Stadium selten zu finden war.

Inverse Furchung.

Ich habe oben erwähnt, daß man außer dem beschriebenen Furchungsmodus auf dem Achterstadium noch solche Eier findet, die das genaue Spiegelbild dieses Typus darstellen, und die ich als »invers« gefurchte bezeichnete. Ich will nun etwas näher auf diese Erscheinung eingehen.

Schon aus der menschlichen Anatomie ist es bekannt, daß bisweilen äußerlich normal gebaute Individuen innerlich eine vollkommene Umlagerung aller Eingeweide zeigen können, daß also z. B. das Herz mit dem Aortenbogen rechts und der Pylorusteil des Magens links zu liegen kommt. GEGENBAUR (7) sagt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie: »Bei dieser, in frühen embryonalen Zuständen sich ausbildenden Abnormität, Situs inversus viscerum benannt, wiederholen sich für alle einzelne Organe die aus der Lage hervorgehenden Umgestaltungen der Form, so daß das Ganze ein Spiegelbild der normalen Verhältnisse darstellt«.

Besonders in die Augen fallend wird natürlich solch' eine Inversion bei Formen, die auch äußerlich stark asymmetrisch gebaut sind, wie z. B. die Gastropoden. Die Richtung, nach welcher die Schneckenschalen aufgewunden sind, ist im allgemeinen eine ganz feststehende. Meist sind sie rechts gewunden, und nur wenige Formen zeigen typisch links gewundene Schalen (*Clausilia*, *Physa*). Daneben kann es aber auch vorkommen, daß sich unter typisch rechts gewundenen Formen einige links gewundene Abnormitäten finden, wie z. B. bei *Helix pomatia*. Alle normal links gewundenen Schnecken zeigen von einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung ab eine umgekehrte Furchung im Vergleich mit rechtsgewundenen Formen (CONKLIN, 5). Wahrscheinlich ist dann auch das Auftreten der *Helix*-Abnormitäten von solch einer Inversion der Furchung abhängig.

Einen Fall von inverser Furchung, der mit einer entsprechenden Asymmetrie des ausgewachsenen Tieres zusammenhängt, beschreibt ZUR STRASSEN (16) bei *Ascaris megalocephala*. Beim Übergang in das Achterstadium liegen anfangs vier Ectodermzellen in Quadratform nebeneinander: »Aber das Prinzip der kleinsten Flächen duldet eine derartige Anordnung nicht auf die Dauer, das Quadrat muß sich durch Verschiebung seiner Elemente in einen Rhombus verwandeln. Wie dies geschieht, ob also die Zellen der linken oder rechten Seite nach rückwärts gleiten, ist für die Erfüllung des Prinzipes gleichgültig; und da das Ei bisher vollkommen symmetrisch war, so sollte man erwarten, daß die Entscheidung darüber dem Zufall anheimgegeben sei. Durchaus nicht: es herrscht in dieser Hinsicht vielmehr ein festes Gesetz. Typischerweise wird nämlich der Rhombus so formiert, daß die Zellen der linken Seite vorn, die der rechten rückwärts gelegen sind, und nur ein ganz geringer Bruchteil von Eiern findet sich, bei denen das Umgekehrte geschieht. Solche vom typischen Verhalten abweichende Eier wollen wir als inverse bezeichnen.« . . . ZUR STRASSEN findet nun, daß auf 30—40 reguläre Eier ein inverses kommt, und daß auch im ausgebildeten Tier ungefähr im selben Verhältnis eine inverse Varietät, bedingt durch die Verlagerung der unpaaren, sonst links gelegenen Excretionskanalzelle, zu finden ist.

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner eignen Befunde über und beginne hier nicht mit dem jüngsten Stadium, wo die Inversion zum erstenmal auftritt, sondern mit einem älteren, weil hier die Verhältnisse übersichtlicher und leichter verständlich sind. Wir betrachten zu diesem Zweck Fig. 23, welche ein Ei von 62 Zellen von hinten gesehen darstellt. Durch eine etwas nach rechts von der Mittellinie und parallel zu ihr gezogene Linie kann man zwei Abschnitte trennen, in denen die Spindeln ungefähr parallel zueinander liegen: links verlaufen sie äquatorial, rechts meridional, also ungefähr senkrecht zu den Spindeln der andern Seite[1].

---

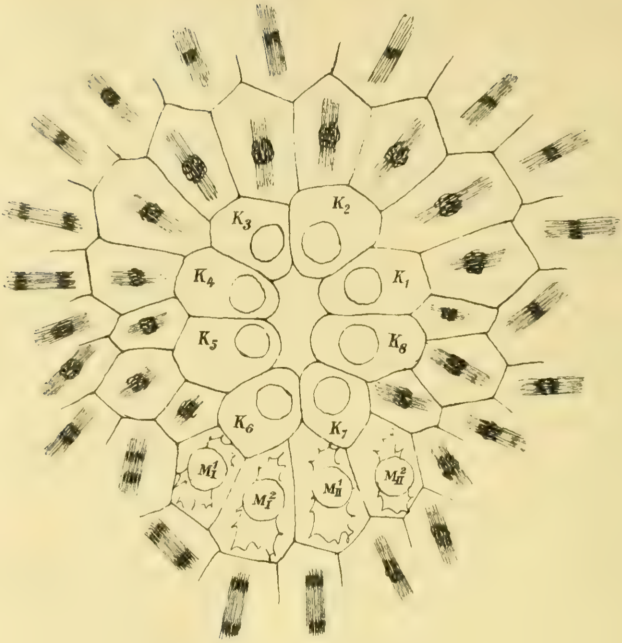
[1] Ich bemerke hier nebenbei, daß diese Grenzlinie zwischen äquatorial und meridional gestellten Spindeln sich leicht bis zum Achterstadium zurückverfolgen läßt und nichts andres als die Grenzlinie zwischen der Zelle c^2 einerseits und den

Ich fand nun sehr häufig Eier, in denen die Richtung der beiden Spindelgruppen umgekehrt war: rechts waren sie äquatorial, links meridional. Ich habe nun jede einzelne Zelle aller Stadien bis zu 122 Zellen genau auf ihre Lage, Spindelstellung und Begrenzung untersucht und dabei konstatieren können, daß ein invers gefurchtes Ei ein bis in die letzten Feinheiten getreues Spiegelbild eines normalen Eies darstellt. An Zellen, die genau in der Mitte liegen, scheint manchmal eine Inversion schwer zu konstatieren zu sein. So z. B. an der Zellreihe $c^{2\cdot 2\cdot 1\cdot 2}$, $c^{2\cdot 2\cdot 1\cdot 1}$, $c^{2\cdot 1\cdot 1\cdot 2}$, $c^{2\cdot 1\cdot 1\cdot 1}$, die in Fig. 23 zwischen die beiden M-Zellen eingekeilt ist. Achtet man aber auf die kleinen Unterschiede in der Länge der Zellgrenzen und die Größe der Winkel zwischen ihnen, so läßt sich auch hier die erfolgte Umkehrung erkennen. Es hat z. B. Zelle $c^{2\cdot 1\cdot 1\cdot 1}$ auf der rechten Seite eine kurze Grenzlinie, auf der linken drei, und verjüngt sich ein wenig nach rechts. Im invers gefurchten Ei ist dieselbe Zelle rechts von drei Seiten und links von einer begrenzt, während das breite Zellende nach rechts, das schmale nach links gekehrt ist.

Ich gebe nun im folgenden zwei Bilder, nach denen die Verschiedenheiten der beiden Furchungsmodi im Detail studiert werden können. Die Textfig. 5 und 6 stellen Ansichten des vegetativen Poles dar. Die Eier befanden sich auf dem Stadium von 122 Zellen; eines ist normal, das andre invers gefurcht. Natürlich kann man in der Ansicht von einem Pol niemals so viel Zellen gleichzeitig zu Gesicht bekommen, wie sie in den Figuren gezeichnet sind. Man sieht am vegetativen Pol nur die Kranzzellen und die angrenzenden Hälften des nächsten Zellringes. Die übrigen Zellgrenzen und die Lage der Spindeln wurden genau nach den in früher angegebener Weise hergestellten Zeichnungen hinzugefügt. Wie sich aus der Ausbildung der Spindeln leicht erkennen läßt, ist das eine Ei dem andern in der Teilung um ein Geringes voraus. Zum Vergleich eignet sich besonders die von den Mesenchymzellen (M_I^1, M_I^2, M_{II}^1, M_{II}^2) und ihren Nachbarzellen gebildete Gruppe. An den M-Zellen ist die Inversion nur durch genaues Vergleichen der Grenzlinien (z. B. zwischen M_I^2, M_{II}^1 und K_6, K_7) zu erkennen. Die nach hinten zu liegenden Nachbarzellen sind aber leicht an der Lage ihrer Spindeln kenntlich, indem die eine von den Spindeln senkrecht zu den andern steht. Je nachdem nun diese Spindel rechts oder links von der Mittellinie liegt, hat man es mit einer normalen oder inversen Furchung zu tun.

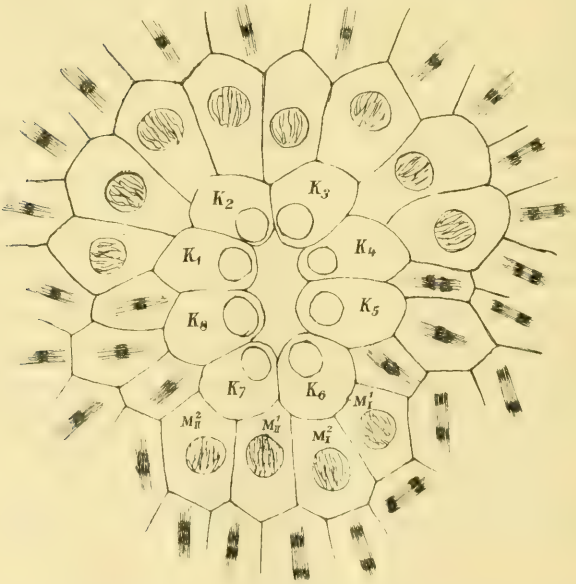
Ich bemerke hier nebenbei, daß sich die Figuren (Textfig. 5 und 6)

Zellen d^1 und a^2 anderseits bedeutet (Fig. 7). — Auch im Stadium von 122 Zellen läßt sich diese Grenzlinie gut verfolgen.


K_3
K_2
K_4
K_1
K_5
K_8
K_6
K_7
M_I^1
M_I^2
M_{II}^1
M_{II}^2

Textfig. 5.

Vegetativer Pol eines normal gefurchten Eies von 122 Zellen.

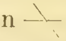

K_2
K_3
K_1
K_4
K_8
K_5
K_7
K_6
M_I^1
M_{II}^2
M_{II}^1
M_I^2

Textfig. 6.

Vegetativer Pol eines invers gefurchten Eies von 122 Zellen.

auch sehr gut zur Demonstration der beim 62-Zellenstadium geschilderten Phasendifferenz der am vegetativen Pol gelegenen Zellen eignen.

Die Inversion der Furchung läßt sich nun leicht bis zu den jüngeren Stadien zurückverfolgen, wenn man immer die Spindelrichtung der hinter den *M*-Zellen gelegenen Zellen berücksichtigt. Wie die Inversion sich am Achterstadium bemerkbar macht, habe ich schon oben beschrieben. Tatsächlich läßt sie sich aber auch im Viererstadium erkennen, nur tritt sie hier nicht so deutlich zutage, weil die Größenunterschiede der vier Blastomeren nur geringe sind. In Fig. 4 liegen die beiden größeren Zellen *b* und *d* oben (i. d. Z.) und rechts, wobei die dem Beschauer zugekehrte Furche zwischen *b* und *c* von links nach rechts läuft. In einem invers gefurchten Ei müssen *b* und *d* oben (i. d. Z.) und links liegen, bei gleicher Richtung der zugewandten Furche. Es ist klar, daß diese Lage durch keine Drehung des in Fig. 4 abgebildeten Eies erreicht werden kann. Außerdem kommt noch die eigentümliche Auszeichnung der *d*-Zelle durch die kleine Plasmaanhäufung hinzu, wodurch die Ungleichwertigkeit und damit Unvertauschbarkeit auch der großen Zellen untereinander noch stärker hervorgehoben wird.

Es ist nicht schwer zu erkennen, daß auch schon im Stadium von zwei Blastomeren die inverse Furchung zutage treten muß. Bei der Beschreibung dieses Stadiums habe ich erwähnt, daß die Spindeln in den beiden Blastomeren sich unter einem gewissen Winkel kreuzen . Bei der inversen Furchung würde also die schrägliegende Spindel nach der andern Seite geneigt sein, nämlich so: . Da aber die beiden Blastomeren von verschiedener Größe sind, so kann natürlich die erste Spindellage durch keine Drehung desselben Eies in die zweite gebracht werden. Es ist ein theoretisches Postulat, daß die Bedingungen zu einer inversen Furchung, die sich bis zum Zweierstadium zurückverfolgen läßt, schon im ungefurchten Ei liegen müssen. Doch wird es wohl fürs erste kaum möglich sein, sie auch morphologisch nachweisen zu können. Conklin (5) sieht in einer Umkehrung der Polarität eines heteropolen Eies eine Bedingung der inversen Furchung. Die Ursachen, welche diese Umkehrung hervorrufen, können entweder in der Struktur der Eizelle oder in einem äußerlichen, mechanischen Anstoß liegen.

Es ist anzunehmen, daß die inverse Entwicklung auch nach der andern Richtung, d. h. bis zum ausgewachsenen Tiere hin sich weiter verfolgen lassen und hier wahrscheinlich in irgendwelchen, wenn auch geringfügigen, rechts oder links auftretenden Asymmetrien ihren Ausdruck finden wird. Da mir ausgewachsenes Material nicht zur Verfügung stand, war es mir leider nicht möglich, dieser Frage noch weiterhin nachzugehen.

Durch äußere Umstände bin ich genötigt, die Beschreibung meiner Untersuchungen hier zu unterbrechen. Die weiteren Schicksale der Gastrula bis zur Ausbildung des freischwimmenden Nauplius sind von mir untersucht worden und liegen mir in meinen Präparaten vor, die nur noch zum Teil ergänzt werden müssen. — Ebenso berücksichtige ich hier nur einen Teil der Literatur, speziell den, welcher Vergleichspunkte für die Furchung gibt. — Ich hoffe, in nicht allzu langer Zeit die Beschreibung der weiteren Entwicklung folgen lassen zu können.

Literatur.

Die einzige Arbeit, die sich auch ein wenig mit der Furchung der Euphausideneier beschäftigt, ist die schon früher erwähnte Arbeit von G. O. Sars (15). Doch sind die Angaben nur sehr dürftige und zum großen Teil vollkommen unzutreffend. Sars beschreibt richtig, daß das Ei bei der ersten Teilung in zwei ungleich gloße Blastomeren zerlegt wird. Er nimmt nun an, daß die kleinere Zelle ausschließlich ectodermales, die größere entodermales Material liefern soll. Dieses stimmt mit den tatsächlichen Verhältnissen durchaus nicht überein, denn wir haben gesehen, daß nur ein kleiner Teil der *d*-Zelle zu den Entodermzellen verbraucht wird, während ihre Schwesterzelle (die Zelle *c*) fast nur Ectoderm liefert. Von einer ursprünglichen Verteilung des gesamten Ectoderm- und Entodermmaterials auf je eine Blastomere des Zweierstadiums kann also nicht die Rede sein. — Daß es zur Bildung eines 3-Zellenstadiums kommt, wie Sars es auf Taf. I, Fig. 5 abbildet, scheint mir sehr unwahrscheinlich, obgleich Sars angibt, daß sich die eine Blastomere des Zweierstadiums früher teilt als die andre. Die gleichmäßig ausgebildeten Spindeln in den von mir beobachteten Eiern scheinen dem zu widersprechen. Das Sarssche Bild könnte ebensogut ein 4-Zellenstadium vorstellen. Wenn man nämlich das von mir abgebildete Ei im Viererstadium (Fig. 4) ein wenig nach rechts oder nach links rollt, so sieht man nur drei Zellen, genau wie im Sarsschen Bilde. — Ebenso wird das von Sars angenommene Stadium von sieben Zellen wohl eins von acht Zellen sein, wofür ein Vergleich mit meiner Fig. 6 durchaus spricht. Die große Zelle in der Mitte (meine d^2-Zelle) ist von SARS richtig beobachtet worden, nur ist sie nicht, wie ich früher auseinandergesetzt habe, ausschließlich entodermalen Charakters. — Das von SARS abgebildete Stadium Taf. II, Fig. 7 stellt den vegetativen Pol eines Eies von 32 Zellen richtig dar. — SARS nimmt an, daß die Gastrula durch Umwachsung der beiden Entodermzellen von seiten des Ectoderms aus gebildet wird. Er findet auch Zellen »just inside the edges of the blastoporus« . . . »which are apparently cuts off from the inner ends of the adjacent ectodermal cells« (S. 20), die er für die Anlage des Mesoderms hält. Diese Beobachtungen sind zum Teil ganz richtig, nur wird durch die Abkömmlinge der Kranzzellen zuerst noch Entoderm und später erst Mesoderm geliefert.

Die Furchung des Euphausideneies zeigt viele Anklänge an die Vorgänge bei der ersten Entwicklung andrer Krebse. Ich will die wichtigsten Vergleichspunkte hier anführen.

GROBBEN beobachtet bei *Moina* (8), daß sich im 32-Zellenstadium am vegetativen Pol eine Zelle durch ihren grobkörnigen Inhalt und größeren Kern von ihren Nachbarzellen unterscheidet. Diese Zelle hält er für die Genitalzelle und spricht eine darunterliegende Zelle als Entodermzelle an. Er hält es für wahrscheinlich, daß beide Zellen von einer Furchungskugel abstammen. Diese Zellen entsprechen jedenfalls den Entodermzellen E^1 und E^2 meines Stadiums von 32 Zellen, die ja im vorhergehenden Stadium noch zusammengehörten. »Was die Randzellen anbelangt«, sagt GROBBEN, »welche um die Genitalzelle herumliegen, so ist nach den späteren Stadien wohl mit Sicherheit zu schließen, daß sie Mesodermteile enthalten« (S. 11). Wir sehen also, daß dieses Stadium die größte Ähnlichkeit mit dem von mir beschriebenen 32-Zellenstadium hat. Im folgenden treten aber Verschiedenheiten auf, denn es teilen sich zunächst alle Zellen, auch die Genital- und Entodermzelle. Erst beim nächsten Teilungsschritt bleiben die beiden Genitalzellen ungeteilt. GROBBEN gibt an, daß auf diesem Stadium schon acht Entodermzellen vorhanden seien; es müßte also die Entodermzelle um eine Teilung den andern voraus sein, was ja nur damit übereinstimmen würde, daß bei ihr schon eine Spindel auftritt, während die andern Zellen noch in Ruhe sind. Der Unterschied der hier beschriebenen Vorgänge mit den analogen beim Euphausidenei ist kein prinzipieller, sondern nur ein zeitlicher. Bei *Moina* tritt die Teilung der Genital- und Entodermzelle schon ein, während sie noch im Verbande des Blastoderms liegen, während bei den Euphausiden diese

Zellen ihre erste Teilung durchmachen, nachdem sie durch die Gastrulation in die Tiefe gerückt sind.

In der von Grobben beschriebenen Entwicklung von *Cetochilus septentrionalis* (9) finden sich wieder viele Analogien mit der Entwicklung des Euphausideneies. Bei *Cetochilus* teilt sich im Sechzehnerstadium eine Zelle »in zwei ungleiche Teile, eine kleine Zelle und eine große, und zwar erfolgt die Teilung dieser Zellen erst nachdem die aller übrigen Furchungskugeln bereits erfolgt ist« (S. 8). Beide Zellen enthalten, wie sich später zeigt, Entodermpartikelchen und werden als »centrale« und »ventrale« Entodermzelle bezeichnet. Ich glaube, daß auch hier die Mutterzelle dieser beiden Zellen meiner Zelle $d^{2\cdot 2}$ = Urentodermzelle (E) entspricht, und die »centrale und ventrale Entodermzelle« den Zellen E^1 und E^2 des 32-Zellenstadiums analog sind. Die hinter der centralen Entodermzelle gelegene Furchungskugel soll, nach Grobben, neben Ectodermteilchen sämtliche Mesodermpartikelchen enthalten. Auch dafür finden sich ähnliche Verhältnisse bei den Euphausiden. Im 32-Zellenstadium liegen hier hinter der Zelle E^1 (= Grobbens »centraler Entodermzelle«) die beiden Zellen $d^{2\cdot 1\cdot 1}$ und $d^{2\cdot 1\cdot 2}$, die, wie ich früher beschrieben habe, die Mutterzellen der Urmesenchymzellen sind. Der Übergang in das nächste Stadium vollzieht sich bei beiden Formen in gleicher Weise: es teilen sich alle Zellen, nur die beiden Entodermzellen bleiben ungeteilt. Eine weitere Übereinstimmung würde sich darin zeigen, daß die seitlich von den beiden Entodermzellen liegenden Zellen auch einen Beitrag zum Entoderm liefern. Von der Schließung des Gastrulamundes bis zum Nauplius hat Grobben nur zwei Stadien beobachtet. Bei der Beschreibung des jüngeren sagt er: »An der Bauchseite und auch seitlich sind die Mesodermzellen klein; am Rücken dagegen finden wir eine Gruppe großer Zellen, jederseits ganz regelmäßig gelagert« . . . »diese Zellen stellen die Anlage der großen Muskeln, welche beim Nauplius vom Rücken zu den Extremitäten hinziehen, dar« (S. 15). Diese Mesodermgruppe würde bei meinem Objekt von den Urmesenchymzellen M_I und M_{II} abstammen, die, wie ich glaube, dieselben Organe zu liefern haben.

Brooks (1) beschreibt die totale und äquale Furchung des dotterarmen Eies bei *Lucifer*. Im 16-Zellenstadium tritt eine Furchungshöhle auf, die auch noch später bleibt. Im nächsten Stadium (also 32 Zellen) ist der eine Pol etwas abgeflacht, und eine Zelle dringt hier mit breitem Ende bis in die Nähe des Eicentrums. Sie wird mit »*c*« bezeichnet. Die übrigen Zellen haben ihren Nahrungsdotter verloren, während die *c*-Zelle ihn behält. Etwas später teilt sich diese Zelle, der abgeflachte Eipol stülpt sich ein, und die beiden *c*-Zellen, sowie die anliegenden Zellen, gelangen in das Innere der Furchungshöhle. Diese Befunde sind leicht mit *Moina* und *Cetochilus* in Einklang zu bringen. Nur macht sich eine Zeitverschiedenheit im Auftreten bestimmter Teilungen geltend, so daß die Euphausiden eine vermittelnde Stellung zwischen *Moina* und *Cetochilus* einerseits und *Lucifer* anderseits einnehmen. Doch nähern sich die Verhältnisse bei *Lucifer* mehr denen bei den Euphausiden. Ein Unterschied besteht aber darin, daß sich die *c*-Zelle Brooks', die ich für das Äquivalent meiner $E^1 + E^2$-Zellen halte, sich erst beim Übergang in das 62-Zellenstadium teilt. Gleich nachher beginnt auch die Gastrulation, die ja bei *Moina* und *Cetochilus* bedeutend später erfolgt. Über das spätere Schicksal der *c*-Zelle kann Brooks keine sicheren Angaben machen. Er hält es für wahrscheinlich, daß sie sich in eine centrale Portion und eine periphere, die Entoderm liefert, teilen.

In zwei Arbeiten bespricht Häcker die Furchungsprozesse und Keimblätterbildung bei *Cyclops brevicornis* (10, 11). Da die zweite Arbeit manches in der ersten zurechtstellt, so berücksichtige ich hauptsächlich die zweite. Im 32-Zellenstadium fallen zwei Zellen durch verlangsamte Teilung und eigentümliche Struktur auf. Häcker leitet sie von der schon früher durch ihre Struktur sich auszeichnenden Körnchenzelle ab und deutet sie als »Urentoderm-« und »Stammzelle« (*E* und *S*). Den nächsten Teilungsschritt machen diese beiden Zellen nicht mit; es ergeben sich mithin 62 Zellen. Verspätet teilt sich schließlich auch die *E*-Zelle — 63 Zellen. Im nächsten Stadium haben sich die *S*-Zelle und die beiden *E*-Zellen nicht geteilt — 123 Zellen. Dann teilen sich zunächst die beiden *E*-Zellen, was also 125 Zellen ergibt, und schließlich auch die *S*-Zelle. Das eine Produkt der *S*-Zelle rückt in die Tiefe und stellt die primäre Urgenitalzelle (*A*) dar, während ihre Schwesterzelle (*B*) im Verband des Blastoderms bleibt. Später teilt sich die *A*-Zelle und liefert die beiden Urgenitalzellen. — Ich glaube nun jedenfalls Häckers *E*- und *S*-Zellen mit meinen Zellen E^1 und E^2 identifizieren zu können, nur daß Häckers *E*-Zelle sich gleich teilt, was bei meinem Objekt erst nach der Gastrulation geschieht. Häckers Fig. 23, die einen Schnitt durch das 62-Zellenstadium darstellt (die *E*-Zelle ist in Teilung), stimmt, bis auf die abweichende Form der *E*- und *S*-Zelle, genau mit meiner Fig. 35 überein, die das 62-Zellenstadium im Sagittalschnitt repräsentiert.

Die Gastrulation bei *Cyclops* beschreibt Häcker in der Weise, daß sich anfangs eine aus zehn bis elf Zellen bestehende Gruppe von langprismatischen Entodermzellen in die Tiefe senkt. Sie umfassen am Grunde die primäre Urgenitalzelle. In dieser Gruppe glaubt er die vier früher erwähnten Entodermzellen und einige ihrer Nachbarzellen wiederzusehen. — Daß diese Nachbarzellen an der Entodermbildung teilnehmen, würde mit meiner Auffassung der Kranzzellen durchaus übereinstimmen.

München, im Juni 1908.

Literaturverzeichnis.

1. Brooks, Lucifer, a Study in Morphology. Philosoph. Transact. London. Vol. CLXXIII. 1882.
2. Brook and Hoyle, The Metamorphosis of British Euphausiidae. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XV. 1887—1888.
3. Cerfontaine, Recherches sur le développement de l'Amphioxus. Arch. Biol. T. XXII. 1906.
4. Claus, Über einige Schizopoden und niedere Malacostracen Messinas. Diese Zeitschr. Bd. XIII. 1863.
5. Conklin, The cause of inverse symmetry. Anatom. Anzeiger. Bd. XXIII. 1903.
6. Dana, Report on the Crustacea of the United States' Exploring Expedition, during the years 1838—1842. Philadelphia 1853.
7. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen.
8. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879.
9. Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III. 1881.
10. Häcker, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892.
11. — Die Keimbahn von Cyclops. Arch mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
12. Metschnikoff, Über ein Larvenstadium von Euphausia. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
13. — Über den Naupliuszustand von Euphausia. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.
14. G. O. Sars, Reports on the Schizopoda. Challenger Reports. Vol. XIII. 1885.
15. — On the propagation and early development of Euphausiidae. Arch. Math. Natur. Kristiania. Bd. XX. 1898.
16. Zur Strassen, Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
17. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journal of Morphology. Vol. VI. 1892.
18. — The cell in development and inheritance. New York 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind sämtlich mit einem LEITZschen Mikroskop und mit Hilfe eines Zeichenapparates entworfen worden. Fig. 1—24, 31—33 mit Ocular 4 und Objektiv 3, Fig. 25, 26, 34—36 mit Ocul. 1, Obj. 5, Fig. 27, 29, 30 mit Ocul. 3, Obj. 7, Fig. 28 mit Ocul. 3 und Ölimmersion. — Die Tubuslänge betrug 150, die Zeichnungen lagen auf dem Arbeitstisch.

E^1, E^2, Urentodermzellen,
M_I, M_{II}, Mesenchymzellen,
K_1—K_8, Kranzzellen,
pl, Plasmaanhäufung,
R, Richtungskörper.

Tafel XX und XXI.

Fig. 1. Ungefurchtes Ei.

Fig. 2. 2-Zellenstadium.

Fig. 3—5. 4-Zellenstadium. In Fig. 5 ist das in Fig. 4 abgebildete Ei um etwa 90° nach links gerollt.

Fig. 6—8. 8-Zellenstadium. In Fig. 6 liegt das Ei wie in Fig. 5; die größte Zelle d^2 ist dem Beschauer zugekehrt. Das breitere, obere (i. d. Z., vgl. Anmerkung auf S. 438) Ende dieser Zelle bezeichnet später den vegetativen Pol des Eies. Fig. 7 stellt das in Fig. 6 abgebildete Ei in der Ansicht von rechts, Fig. 8 von links dar.

Fig. 9—14. 16-Zellenstadium. Das Ei ist von sechs Seiten, entsprechend den sechs Flächen eines Würfels, abgebildet worden. In Fig. 9 liegt das Ei so, wie in Fig. 6. Die nächsten Abbildungen geben die entsprechenden Ansichten von rechts (Fig. 10), links (Fig. 11), oben (i. d. Z.) (Fig. 12), unten (i. d. Z.) (Fig. 13) und vom animalen Pol (Fig. 14).

Fig. 15. Ei von 30 Blastomeren, in derselben Lage, wie in Fig. 9. Mit Ausnahme der Zellen $d^{2\cdot 2}$ und $d^{2\cdot 1}$ haben sich alle Zellen des 16-Zellenstadiums geteilt.

Fig. 16—21. 32-Zellenstadium. In Fig. 16 nimmt das Ei nicht ganz dieselbe Lage wie in Fig. 15 ein. Die Zellen E^1 und E^2 (d. h. die Teilprodukte der *E*-Zelle in Fig. 15) sind in die Mitte des Bildes gestellt worden. In dieser Ansicht repräsentiert sich das Ei vom vegetativen Pol. Die nächsten Abbildungen entsprechen wieder den übrigen Würfelflächen, auf die in Fig. 16 dargestellte Lage bezogen. Fig. 17, Ansicht von rechts, Fig. 18, von oben (i. d. Z.), Fig. 19, von links, Fig. 20, von unten (i. d. Z.), Fig. 21, vom animalen Pol.

Fig. 22—24. 62-Zellenstadium. Fig. 22 stellt das Ei in derselben Lage wie in Fig. 16 dar. Fig. 23, Ansicht von unten (i. d. Z.), Fig. 24, Ansicht vom animalen Pol.

Fig. 25. Ungefurchtes Ei im Durchschnitt.

Fig. 26. Durchschnitt durch ein Ei im 8-Zellenstadium. Die Schnittebene steht senkrecht zur Spindellängsachse der d^2-Zelle (vgl. Fig. 6).

Fig. 27. Schnitt durch eine Zelle des 8-Zellenstadiums. Färbung nach HEIDENHAIN.

Fig. 28. Schnitt durch die Tochterplatte der *d*2-Zelle aus dem 8-Zellenstadium.

Fig. 29—30. Zwei Schnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei von 122 Zellen. Die Schnitte sind parallel zur Grenzfläche zwischen E^1 und E^2 geführt, daher können die Kerne dieser Zellen nicht auf einen Schnitt zu liegen kommen. In beiden Bildern sieht man die schon in die Tiefe gerückten Kranzzellen und in Fig. 30 auch den bedeutend größeren Kern einer *E*-Zelle.

Fig. 31—33. Diese Figuren zeigen die successiven Veränderungen, die in der Plasmaanordnung der *d*2-Zelle des 8-Zellenstadiums beim Übergang in das 16-Zellenstadium vor sich gehen.

Fig. 34. Schnitt durch ein Ei von 32 Blastomeren. Die Schnittfläche steht nicht ganz senkrecht zur Grenzfläche zwischen E^1 und E^2; daher sind die beiden Kerne nicht auf einem Schnitt zu finden.

Fig. 35. Schnitt durch ein Ei von 62 Blastomeren. Die Schnittfläche steht genau senkrecht zur Grenzfläche zwischen E^1 und E^2, und beide Kerne sind von einem Schnitt getroffen.

Fig. 36. Schnitt durch ein Ei von 114 Blastomeren. Schnittrichtung wie in Fig. 35.

Die Facettenaugen der Dipteren.

Von

Wilhelm Dietrich

aus Frauenhain b. Großenhain.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit Tafel XXII—XXV und 17 Figuren im Text.

Einleitung.

CHUN betrachtet als das wesentliche Ergebnis seiner Untersuchungen an den Augen pelagischer Crustaceen die Erkenntnis, daß die biologische Eigenart dieser Organismen sich im feineren Bau des Auges spiegelt (1896). Er hat gezeigt, wie mit der Veränderung der Lebensbedingungen eine fortschreitende Differenzierung des Auges Hand in Hand geht bis zu den monströsesten Formen hin, die, für sich betrachtet, unvermittelt und unverständlich erscheinen, im Rahmen des Ganzen jedoch sich als Glieder einer kontinuierlichen Reihe von Umbildungen erweisen.

Diese Erscheinung ist aber nicht auf die pelagischen Crustaceen beschränkt. Vor Jahrzehnten schon hat man beobachtet, daß auch bei Insekten das Facettenauge oft eigenartig, vom Normaltypus abweichend, ausgebildet ist. Aber erst in neuerer Zeit, nachdem GRENACHER (1879) der Morphologie und EXNER (1891) der Physiologie der Facettenaugen eine feste Grundlage gegeben, hat man versucht, die physiologische und biologische Bedeutung der differenzierten Augen festzustellen.

ZIMMER (1897) behandelte die Facettenaugen der Ephemeriden. Der Geschlechtsdimorphismus zeigt sich bei ihnen u. a. darin, daß die Weibchen normale, dunkel pigmentierte Augen besitzen, die Männchen dagegen typisch ausgebildete Doppelaugen; das Seitenauge gleicht dem der Weibchen, das Stirnauge dagegen weist längere Ommatidien und helleres Pigment auf, ist also wesentlich anders ausgebildet. Die

Frontaugen sollen sich ihrem Bau nach besonders zur Wahrnehmung von Bewegungen, die Seitenaugen mehr zum Erfassen der Formen eignen. Die biologische Bedeutung der Frontaugen liege in der Wahrnehmung der Weibchen beim Hochzeitsfluge.

Kellogg (1898) beobachtete darauf an einem Dipteron, *Blepharocera capitata*, Doppelaugen bei Männchen und Weibchen in gleicher Ausbildung. Die Teilaugen unterscheiden sich in ähnlicher Weise wie die der Ephemeridenmännchen. Die Weibchen sind dimorph; die einen besitzen stechende Mandibeln und saugen Blut, die Mundwerkzeuge der andern eignen sich nur zum Nektarfressen. Nur die ersteren sind mit Doppelaugen ausgestattet, die letzteren besitzen einfache Augen. Dieser Dimorphismus sei ein Fingerzeig für die biologische Bedeutung: das Frontauge erscheine vorzugsweise zur Wahrnehmung der fliegenden Beute geeignet.

Zwei Jahre später wies Rádl (1900a) auf die große Verbreitung wirklich ausgebildeter und nur angedeuteter Doppelaugen unter den Arthropoden hin und schloß daraus, daß ihr Vorhandensein nicht allein an biologische, sondern auch an morphologische Bedingungen geknüpft ist. Er nahm an, daß das Auge aus zwei (1900b) oder — wie er seine Ansicht in letzter Zeit modifiziert hat (1906) — aus drei gesonderten Anlagen hervorgehe, die sich entweder zu Doppelaugen entwickeln oder im Laufe der phylogenetischen Entwicklung auf jeder Seite zu einem Auge verschmelzen; schließlich könne auch nur eine dieser Anlagen sich ausbilden, während die übrigen unterdrückt werden. Eine Stütze für die Rádlsche Theorie der Duplicität oder Triplicität der lateralen Arthropodenaugen fand Zavřel (1907) darin, daß bei einigen Dipterenlarven und -puppen während der Entwicklung zwei oder auch drei Paare von Augenanlagen auftreten.

Auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. Chun, machte ich das Vorkommen von Doppelaugen bei den Dipteren zum Gegenstand besonderer Studien, deren Resultate ich hiermit vorlege. Bei dieser Gelegenheit spreche ich den Herren, die mich bei dieser Arbeit freundlichst unterstützten, meinen herzlichsten Dank aus. Er gilt im besonderen meinen geschätzten Lehrern, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Chun, in dessen Institut und unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, und Herrn Prof. Dr. zur Strassen, der mir mit Rat und Tat zur Seite stand und dem ich manche fruchtbringende Anregung verdanke. Dank schulde ich auch Herrn Albert Schulze, Leipzig, Mitglied des Entomologischen Vereins »Fauna«, für die

Bestimmung des Materials, eine besonders schwierige Arbeit, wenn die Tiere durch die Konservierung gelitten hatten; Herrn Dr. SCHLEIP, Tübingen, für Übersendung von Material; meinem ehemaligen Lehrer, Herrn Seminaroberlehrer a. D. K. MAY, Oschatz, für mehrere vorzügliche Mikrophotographien, die mir bei Herstellung der Zeichnungen wesentliche Dienste leisteten; und den Herren Dr. ENDERLEIN, Stettin, M. P. RIEDEL, Uerdingen a. Rh. und Professor K. SAJÓ, Budapest, die mir ihre biologischen Beobachtungen in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellten.

Das Material habe ich in dem kühlen und für diese Zwecke wenig günstigen Sommer 1907 gesammelt, meist auf Exkursionen in die nähere und weitere Umgebung von Leipzig, aber auch auf Ausflügen in die Umgegend von Merseburg, Eisleben, Eilenburg und Oschatz.

Die Tiere wurden unmittelbar nach dem Fange in die Konservierungsflüssigkeit gebracht. Da durch Anwendung von Chromosmiumessigsäure die Bestimmung sehr erschwert wurde, gebrauchte ich fast ausschließlich mit sehr gutem Erfolg ein Gemisch von 6 Teilen Formol, 15 Teilen 96 %igem Alkohol, 1 Teil Eisessig und 30 Teilen Aqu. dest., ließ die Objekte über Nacht darin und brachte sie andern Tages in 70 %igen Alkohol. Damit die Flüssigkeit rasch eindringen konnte, durchstach ich bei größeren Objekten zuvor das harte Chitin mit einer Nadel.

Zum Entpigmentieren verwendete ich nach ROSENSTADTS (1896) Angabe verdünntes Königswasser (150,00 aqu., Acidi muriatici, Acidi nitrici aa 3,0) oder für hartnäckigeres Pigment ein Gemisch von 1 Teil Glyzerin, 20 Teilen 80 %igem Alkohol mit geringem oder stärkerem Zusatz von Salzsäure. Vielfach jedoch war ein Entpigmentieren weder notwendig, noch erwünscht. Von den Färbemitteln bewährte sich Hämalaun, besonders für frisch konserviertes Material, sehr gut, da es das natürliche Pigment wenig verändert. Eisenfärbung nach HEIDENHAIN schwärzt leicht zu sehr und verändert die Farbe des Pigments.

A. Der Bau der Dipteren-Facettenaugen.

I. Der allgemeine Bau des pseudoconen Facettengliedes.

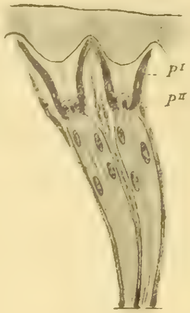
Unsre Kenntnis der Facettenaugen der Dipteren gründet sich im wesentlichen auf die Untersuchungen von GRENACHER (1879), TH. LOWNE (1878), CARRIÈRE (1885/86), EXNER (1891) und HESSE (1901, 1908); ihre Studien erstreckten sich auf Vertreter der Familien der Tabaniden, Musciden, Syrphiden, Bibioniden und Tipuliden. Dadurch wurde festgestellt, daß die Facettenaugen der Brachyceren dem pseudoconen Typus nach GRENACHER zugehören, der sich von dem aconen und euconen durch folgende Merkmale unterscheidet: »Während beim aconen Auge die vier hinter der Facette gelegenen und sie abscheidenden Zellen zeitlebens als solche unverändert persistieren, beim euconen aber außer der Facette noch den aus ebensoviel Segmenten, als Zellen vorhanden sind, bestehenden Kristallkegel aussondern, scheiden die vier Kristallzellen beim pseudoconen Auge eine weiche, halb oder ganz flüssige Substanz aus, die, zusammengehalten durch trichterförmig gestaltete Hauptpigmentzellen, funktionell dem Kristallkegel zu vergleichen ist. Sie ist aber vor den Zellen gelegen, durch deren Tätigkeit sie entstanden ist, zwischen denselben und der Facette. Die Kerne jener Zellen, die man als SEMPERsche bezeichnet, liegen demnach nicht, wie bei den andern zusammengesetzten Augen, der Facette stark genähert, sondern in einem oft recht erheblichen Abstande von ihr abgerückt.« (GRENACHER S. 88.) Demzufolge gehören die Augen vieler Nematoceren, bei denen die vier Kristallzellen unmittelbar an die Cornea anschließen, dem aconen Typus zu.

Über den Bau eines Facettengliedes des pseudoconen Auges war bisher folgendes bekannt: An die nach außen gewölbte Cornea schließt sich der weiche Pseudoconus an, umgeben von zwei sich zu einem Trichter zusammenschließenden Hauptpigmentzellen. Außer diesen treten Nebenpigmentzellen in wechselnder Zahl auf. Der dioptrische Apparat wird proximal abgeschlossen durch vier Kristallzellen. Die Retinula setzt sich zusammen aus sieben Sehzellen, die jede ein Rhabdomer ausbilden. Diese verschmelzen jedoch nicht zum Rhabdom; die einzelnen Rhabdomere treten nur nach den Kristallzellen zu näher zusammen und in dieser engen Gruppierung vielfach auch zwischen sie hinein. Wie GRENACHER für *Musca vomitoria* beschreibt, erleiden sie dabei einige Modifikationen: »Die Stäbchen enden verdickt, vorn abgerundet und viel weniger stark lichtbrechend als der übrige Faden.« Oft erstrecken sich zwischen die Ommatidien wurstartige Tracheen, die in flaschenhalsartiger Verengung die Basalmembran durchsetzen und mit den größeren Tracheenstämmen unterhalb derselben in Verbindung stehen. Außer ihnen tritt längs der Retinula das Retinapigment auf.

Diese bisher geltenden Anschauungen finden durch vorliegende Untersuchungen in den wesentlichen Punkten ihre Bestätigung. Im besonderen war es nicht möglich, corneagene Zellen nachzuweisen, wie sie bei Krustern und Ephemeriden festgestellt worden sind. Damit erfährt die Ansicht HESSES (1901) eine weitere Stütze, daß corneagene

Zellen und Hauptpigmentzellen homolog sind, und daß, falls die einen vorhanden sind, die andern fehlen.

Bezüglich der Corneafacette zeigt die Lausfliege, *Lipoptena cervi*, eine bemerkenswerte Abweichung: die Facettenoberfläche ist nahezu eben, dafür aber ragt ein Chitinzapfen nach innen (Textfig. 1). Offenbar ist darin eine Anpassung an die Lebensweise dieser Tiere zu erkennen. Schon der ganze Bau des Tieres — es ist abgeplattet und mit glattem lederartigen Chitin bekleidet — weist darauf hin, daß möglichst wenig Angriffspunkte dargeboten werden sollen. Diesem allgemeinen Habitus paßt sich das Auge an; es ragt in seiner Gesamtausdehnung nicht über seine Umgebung hervor, und die Vorwölbungen der einzelnen Facetten sind nicht nach außen, sondern nach innen ausgebildet. Dadurch wird vermieden, daß sich irgendwelche Verunreinigungen in den Incisuren zwischen den Facetten ansammeln; zugleich sind diese weit besser gegen Verletzungen geschützt, die leicht eintreten können, wenn das Wirtstier versucht, sich von den lästigen Gästen zu befreien.



Textfig. 1.
Längsschnitt durch zwei Ommatidien von *Lipoptena cervi*, der Hirschlausfliege. Imm. 1, auf $^1/_2$ verkl.

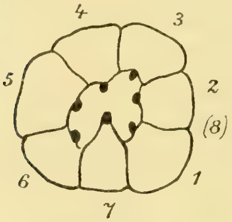
Über den Pseudoconus bin ich zu Anschauungen gekommen, die von den bisher allgemein geltenden abweichen. Wenn durch die folgenden Darlegungen ein größeres Vergleichsmaterial zur Verfügung stehen wird, soll dieser Punkt in einem besonderen Kapitel erörtert werden.

Wie Grenacher schon richtig beobachtet hat, treten die distalen Enden der Rhabdomere bei *Musca vomitoria* zwischen die Kristallzellen hinein. Diese Erscheinung ist bei Dipteren ziemlich verbreitet. So war sie außer bei Musciden u. a. auch bei Syrphiden, Asiliden und *Lipoptena* festzustellen. Bei Eisenfärbungen nach Heidenhain treten diese in die Kristallzellen eingebetteten Enden der Rhabdomere äußerst klar hervor, da sie sich intensiv dunkel färben, während die Rhabdomere selbst keine oder nur wenig Farbe annehmen und hauptsächlich durch ihre besondere Lichtbrechung erkennbar werden.

Über die Zusammensetzung der Rhabdomere aus Stiftchen, wie sie Hesse (1901) für eine große Reihe von Arthropoden beschrieben hat, ergaben die Präparate keinen sicheren Aufschluß. Die Dipteren scheinen im ganzen wenig zur Klärung dieser Frage geeignet zu sein. Doch war vielfach eine deutliche »Schaltzone« zu konstatieren, die zwischen das granulierte Protoplasma und den Sehstab sich einschiebt.

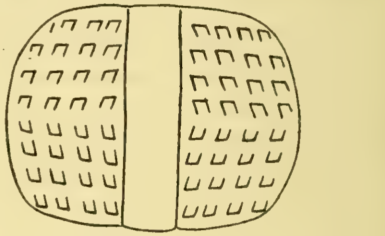
Relativ am deutlichsten erscheinen diese feineren Strukturen beim *Simulium*-Männchen im Scheitelauge, wo ich auch eine horizontale Querstreifung der Rhabdomere gesehen zu haben glaube.

Ein Moment, das sich beim Studium der Dipterenretinula geradezu aufdrängt, bisher jedoch noch nie Erwähnung fand, ist ihre konstante asymmetrische Zusammensetzung, die die beigegebene schematische Textfig. 2 veranschaulichen mag, in der die Sehstäbe mit *1*—*7* numeriert sind. Es zeigt sich, daß die Rhabdomere *1*—*3* stets in einer geraden Linie angeordnet und nach der Mediane des Körpers zu gelegen sind; *3*—*5* bilden ebenfalls eine Gerade, die in einem spitzen Winkel zur ersteren geneigt ist, während die Verbindungslinie von *5* und *6* der von *1*—*3* parallel läuft. Das siebente Rhabdomer schiebt sich zwischen *1* und *6* nach dem inneren Lumen zu vor. Diese asymmetrische Zusammensetzung ist für alle Ommatidien eines Auges konstant, dagegen wechselt die Orientierung je nach dem Bezirke des Auges, in dem sie auftreten: Wie bereits erwähnt, ist die Gerade von Rhabdomer *1*—*3* nach der Mediane zu gelegen, die Linie *5*—*6* nach den Seiten zu. Diese Regel erleidet keine Ausnahme. Das siebente Rhabdomer jedoch tritt in der dorsalen Augenhälfte von unten her zwischen die übrigen hinein, im ventralen Teil aber von oben her. Das Facettenauge der Dipteren besteht demnach aus zwei spiegelbildlich gleichen Teilen (vgl. die schematische Textfig. 3). Einen Querschnitt durch das Grenzgebiet dieser beiden verschiedenen Augenbezirke von *Laphria* zeigt Taf. XXV, Fig. 46 bei * zwischen *b* und *c*.



Textfig. 2.

Eine Dipterenretinula im Querschnitt, schematisch.



Textfig. 3.

Schematischer Frontalschnitt durch einen Dipterenkopf, die Orientierung der Facettenglieder in den beiden Augen zeigend.

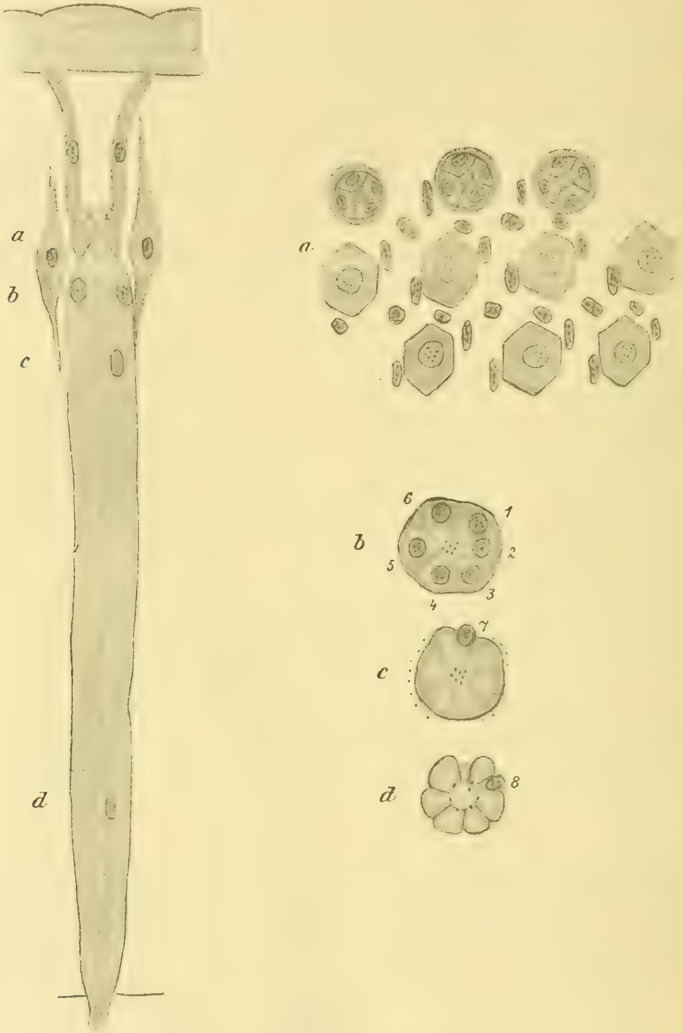
Es ist kaum anzunehmen, daß die konstant wiederkehrende Anordnung der Rhabdomere eines Ommatidiums von irgendwelcher physiologischen Bedeutung ist, vielmehr wird sie als das zufällige Resultat organogenetischer Prozesse aufzufassen sein. Aber doch gewinnt sie dadurch an Interesse, daß bei allen untersuchten Formen zwischen Retinulazelle 1 und 2 noch eine rudimentäre achte Zelle — bisher immer übersehen —, zum mindesten deren Kern nachzuweisen war.

Eine entsprechende Asymmetrie, wie sie im Aufbau der Ommatidien sich kundgibt, scheint teilweise auch für die Nebenpigmentzellen zuzutreffen, wenigstens vermochte dies mit Sicherheit für *Calliphora erythrocephala* festgestellt zu werden. GRENACHER bemerkt, daß wahrscheinlich vier Nebenpigmentzellen vorhanden seien, welcher Ansicht sich auch CARRIÈRE anschließt. Es ergibt sich jedoch, daß um jedes Ommatidium sechs Nebenpigmentzellen liegen; vier davon sind rein interstitiell, ohne jede nähere Beziehung zu einem Ommatidium, zwei derselben schließen sich enger an ein Facettenglied an (Textfig. 4*a*).

Im übrigen ist die Zahl der Nebenpigmentzellen bei den verschiedenen Familien sehr variabel. Bei den Syrphiden fand ich zwölf; sechs davon gehören je zwei benachbarten Ommen gemeinschaftlich an, während die übrigen sechs an je drei Ommatidien angrenzen (Taf. XXV, Fig. 54*a*). Dieselbe Anordnung findet sich bei *Cynomyia mortuorum*, bei *Sarcophaga carnaria* (wovon bereits GRENACHER eine Abbildung gibt), bei den Conopiden und bei der Stubenfliege; hier liegen allerdings die Kerne nicht in einer Ebene, sondern sind einer um den andern auf zwei verschiedene Ebenen verteilt. Oft ist es schwierig, die Zahl der Nebenpigmentzellen festzustellen, dann besonders, wenn ihre Kerne in verschiedener Höhe liegen. Schätzungen ergaben 24 interstitielle Nebenpigmentzellen bei den Bibioniden, 36 bei *Bombylius venosus* und 48 bei den Simuliden.

Von diesem Irispigment, das durch die Haupt- und Nebenpigmentzellen geliefert wird, ist das Retinapigment zu unterscheiden. Es ist am Boden der Basalmembran, zum Teil in andrer Nuancierung, vielfach strahlig um die Ommatidien gelagert (Taf. XXV, Fig. 51) und zieht sich an den Retinulazellen distalwärts bis zum Irispigment hin empor, wodurch eine vollkommen geschlossene Pigmentscheide entsteht. Ob das Retinapigment von besonderen Zellen geliefert wird, ließ sich nicht entscheiden. Der Anordnung nach scheint es der Fall zu sein, obgleich Kerne, die diesen Zellen zugehören könnten, nicht festzustellen waren.

Die Tracheen finden bei den Dipteren eine weitgehende Verbreitung und Ausbildung. Bei Syrphiden, z. B. bei *Volucella*, besteht der Augenkörper zum weitaus größten Teil aus den luftgefüllten Tracheen, während die eigentlich plasmatischen und nervösen Teile zu dünnen Fäden reduziert sind (Taf. XXV, Fig. 53). Ihr Zweck besteht höchstwahrscheinlich darin, ähnlich wie das Pigment, die Facettenglieder optisch zu isolieren, und zwar durch totale Reflexion. Doch ist auch nicht unmöglich, daß sie, wie im übrigen Körper, so auch im Auge, zum Austausch der durch den Stoffwechsel erzeugten Gase dienen. Schließlich dürfte auch der Gesichtspunkt in Frage kommen, daß durch die Tracheen eine Vergrößerung des Auges, insbesondere



Textfig. 4.

Calliphora erythrocephala. Längsschnitt durch ein Facettenglied. V, 1. Querschnitte dazu. V, 4, auf $^3/_4$ verkl.

der lichteinlassenden Oberfläche, erzielt werden kann, ohne daß damit zugleich das Gewicht des Tieres vermehrt und sein Schwerpunkt wesentlich verändert wird. Die Tracheen entstammen den Tracheenästen, die in reichlicher Anzahl und Verzweigung unterhalb der Basalmembran sich ausbreiten und die sehr deutlich die für sie typischen Spiralverdickungen aufweisen. Ihr Durchtritt durch die Membran ist nur an wenigen Stellen zu beobachten, und dabei zeigt sich, daß sie unmittelbar danach ihrer Chitinspirale verlustig gehen und daß nur eine äußerst dünne Lamelle wie ein Handschuhfinger distalwärts vorgeschoben wird. Bei Syrphiden und Bombyliden konnte in der Nähe der Basalmembran für jede Trachee ein großer Kern festgestellt werden (Taf. XXV, Fig. 53 *d*, 54 *d.n.tr*), wie solche auch an den Tracheenstämmen unterhalb der Membran zahlreich anzutreffen sind.

II. Doppelaugen.

Als meine wesentliche Aufgabe betrachtete ich, das Facettenauge der Dipteren in seiner Gesamtausbildung zu studieren; im besonderen ging ich darauf aus, Differenzierungen des einheitlichen Auges zu Doppelaugen festzustellen und ihrer physiologischen und biologischen Bedeutung nachzuforschen. Wie bereits einleitend erwähnt, standen mir nach dieser Richtung hin einzelne Beobachtungen und Hinweise zur Verfügung. Schon in der älteren Literatur finden sich verstreute Bemerkungen über ungleiche Größe der Facetten, zum Teil auch schon genauere Untersuchungen, worauf ich in den einzelnen Fällen zurückkommen werde. Es ergab sich, daß die Ausbildung von Doppelaugen sich in bisher kaum geahnter Verbreitung bei den Dipteren vorfindet. Leider bin ich nicht imstande, eine lückenlose Untersuchung darüber geben zu können, da ich naturgemäß auf die Formen mich beschränken mußte, die ein glücklicher Zufall mir ins Netz führte. Ohne Zweifel aber werden weitere Studien beträchtliche Erweiterungen dieser Darlegungen zeitigen.

Der Besitz von Doppelaugen ist teils ein Sexualcharakter der Männchen, ähnlich wie bei den Ephemeriden, teils ist er für beide Geschlechter in gleicher Weise zu konstatieren, entsprechend dem Befunde KELLOGGS (1898) bei *Blepharocera*. Die Besprechung wird in folgender Anordnung erfolgen:

a. Orthorrhapha.
  1) Doppelaugen als Sexualcharakter der Männchen.
  2) Doppelaugen bei beiden Geschlechtern.
b) Cyclorrhapha.

a. Orthorrhapha.

1. Doppelaugen als Sexualcharakter der Männchen.

Stratiomyiden.

1822 gab Meigen von *Stratiomys hydrodromia* folgende Charakteristik: »Augen mit einem dunklen Bogen. Über diesem Bogen sind die sechseckigen Facetten beim Männchen viel größer als unter demselben. — Diese sonderbare Bildung findet sich noch bei andern Arten: z. B. *Stratiomys hydropota, felina, tigrina, viridula, hydroleon, argentata* — aber nur bloß an dem Männchen«. Notthaft bestätigte 1880 diese Beobachtung, und Rádl (1900a) führte schließlich diese Erscheinung auf die Ausbildung von wirklichen Doppelaugen zurück.

Von Stratiomyiden wurden von mir erbeutet und untersucht: *Mikrochrysa polita, Hoplodonta viridula, Chloromyia formosa, Nemotelus pantherinus, Sargus cuprarius* und *Oxycera pulchella.* Bei allen diesen Formen zeigt sich der Geschlechtsdimorphismus u. a. darin, daß den Männchen typisch ausgebildete Doppelaugen zukommen, während die Weibchen nur einfache Facettenaugen besitzen, wie dies schon an den Fig. 1 u. 2 (Taf. XXII) von *Nemotelus pantherinus* zu ersehen ist. Noch deutlicher tritt dies auf Schnitten zutage; man vergleiche die Fig. 3 u. 4 (Taf. XXII), die Sagittalschnitte von *Mikrochrysa* darstellen. Das Auge des Weibchens (Fig. 4) ist in seiner Gesamtheit gleichartig ausgebildet, sowohl bezüglich der Dimensionen der Ommatidien, die nur insoweit Schwankungen unterliegen, als dies bei andern Augen auch der Fall ist, als auch bezüglich des Pigments, das im gesamten Auge in derselben Farbe und in gleicher Verteilung sich vorfindet. Anders beim Männchen. Hier weist nur der ventrale Teil des Auges die vom Weibchen bekannte Ausbildung auf; der größere dorsale Teil jedoch ist von diesem wesentlich verschieden (Fig. 3). Es fällt ohne weiteres auf, daß der Krümmungsradius des Scheitelauges größer ist, daß das Pigment weniger dunkel und in geringerer Menge sich vorfindet und daß die Dimensionen der Ommatidien beträchtlich zunehmen. Selbst auf das äußere Opticusganglion erstreckt sich der Unterschied, sofern sich nur im ventralen Teile eine schwache Pigmentierung konstatieren läßt, während der dorsale Teil völlig pigmentfrei ist.

Dieselben allgemeinen morphologischen Unterschiede bestehen auch zwischen den beiden Geschlechtern der übrigen untersuchten Gattungen. Es sei nur noch erwähnt, daß die Ventral- bzw. Weibchenaugen von *Oxycera* und *Nemotelus* ein prächtiges purpurfarbiges Retinapigment enthalten, wodurch der Unterschied zwischen den beiden verschiedenen Augenteilen des Männchens ebenfalls höchst deutlich hervortritt. Dagegen ist bei *Sargus cuprarius* ♂ zwar die Differenzierung in Doppelaugen vorhanden, doch ist die Ausbildung beider Teile nur ganz wenig verschieden.

Zur Demonstration der Unterschiede im feineren Bau der Ommatidien diene *Oxycera* (Taf. XXII, Fig. 5—9), von der günstig orientierte Schnitte zur Verfügung standen. Im Dorsalauge (Fig. 5) schließt sich an die planconvexe Corneafacette der relativ zähe, kräftig gefärbte Pseudoconus an. Die zwei Hauptpigmentzellen umschließen ihn und die vier Kristallzellen in elegant geschwungenen Linien, sie reichen jedoch nicht ganz bis zur Corneafacette heran. Ihre Kerne liegen an der Grenze zwischen Retinula und dioptrischem Apparate. Während sonst bei allen untersuchten Dipteren gerade in den Hauptpigmentzellen das Pigment am dichtesten gehäuft ist, ist es in denen von *Oxycera* und, wie noch anzuführen, auch bei *Hoplodonta*, merkwürdigerweise fast vollständig geschwunden. Statt dessen findet sich ein zartes, wenig dichtes Plasma, das fast keine Farbe annimmt und bei starken Vergrößerungen eine nur schwach angedeutete spärliche Körnelung erkennen läßt, offenbar eine Reminiscenz an das früher vorhanden gewesene, jetzt verschwundene Pigment. Die Nebenpigmentzellen schmiegen sich in reichlicher Anzahl eng an die Konturen der Hauptpigmentzellen an und übernehmen augenscheinlich deren Funktion. Zugleich entsenden sie ihre Ausläufer proximal zur Retinula und bilden im Verein mit dem Retinapigment um jedes Facettenglied eine Isolierscheide. Bis fast zur Cornea hin erstrecken sich Tracheen, und zwar lassen sich in der Nähe der Basalmembran deren vier nachweisen, weiter distal jedoch scheinen sie sich auf drei zu reduzieren (Taf. XXII, Fig. 6 *c*). Wie Querschnitte zeigen (Fig. 6 *c*), sind in jedem Facettenglied deutlich sieben Rhabdomere zu unterscheiden; die zugehörigen Kerne liegen im distalen Teile der Retinula (Fig. 6 *b*), der siebente von den übrigen proximalwärts etwas abgesondert. In der Nähe der Basalmembran tritt zwischen Zelle 1 und 2 eine rudimentäre achte Zelle mit Kern auf, von der eine Rhabdomerbildung nicht mehr zu konstatieren ist (Fig. 6 *d*).

Im Ventralauge (Taf. XXII, Fig. 7), das durch sein prächtiges purpurfarbenes Retinapigment charakterisiert ist, weisen die im Dorsalauge völlig farblosen Hauptpigmentzellen noch eine sehr schwache Purpurfärbung auf. Wie allgemein bei den Dipteren, findet sich am proximalen Ende der Rhabdomere innerhalb der Retinula eine Pigmentanhäufung, die, wie es bei *Oxycera* zutage tritt, nicht dem örtlich näheren Retinapigment entstammt, sondern dem Irispigment, mit dem es in der Färbung völlig übereinstimmt. Im Querschnitte (Taf. XXII, Fig. 8 *a*) zeigt das Ventralauge eine im allgemeinen grazilere Ausbildung als das Dorsalauge. Die sieben Rhabdomere sind samt ihren Kernen wie im Dorsalauge orientiert. Die achte Zelle jedoch tritt mit ihrem Kern bereits in halber Höhe der Längserstreckung der Retinula auf (Fig. 7 *b*) und bildet ein allerdings nur kümmerliches Rhabdomer aus. Die Tracheen ergeben in ihrer regelmäßigen Anordnung zu je sechs zwischen den Ommatidien äußerst reizvolle Bilder (Fig. 8 *a*). Bemerkenswert ist, daß das Pigment nicht unmittelbar die Retinulazellen umgibt, sondern daß an diese zunächst die Tracheen angrenzen, zwischen deren Berührungsflächen erst das Pigment gelagert ist.

In ähnlicher Weise wie bei *Oxycera* sind auch bei *Hoplodonta viridula* die Hauptpigmentzellen in beiden Augenteilen nur sehr schwach pigmentiert. Bei den übrigen Formen aber, *Mikrochrysa*, *Nemotelus*, *Chloromyia* und *Sargus*, enthalten sie ein äußerst intensives Pigment (Taf. XXII, Fig. 9), erinnern an *Oxycera* aber darin, daß auch sie nicht unmittelbar bis zur Cornea sich erstrecken, sondern erst durch Vermittelung der Nebenpigmentzellen den Anschluß daran erreichen. Die sonstigen Verhältnisse im Aufbau der Retinula stimmen in den wesentlichen Punkten mit *Oxycera* überein, im besonderen tritt die definitive Achtzahl der Retinulaelemente immer wieder zutage.

Inwieweit Doppelaugen auch bei andern Stratiomyiden auftreten, konnte nur nach Sammlungsexemplaren auf Grund der äußerlich erkennbaren Merkmale festgestellt werden. Außer bei der Gattung *Stratiomys*, der RÁDL (1900a) schon Doppelaugen zuschreibt, vermochte ich sie für *Clitellaria*, *Hirtea* und *Odontomyia* zu konstatieren, und zwar immer nur beim Männchen.

Tabaniden.

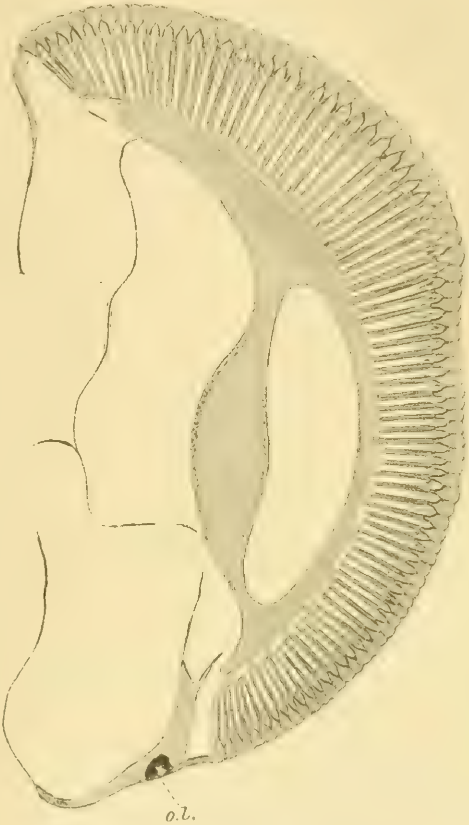
Die Tabaniden sind von jeher den Entomologen durch ihre wechselvollen prächtigen Augenzeichnungen aufgefallen, die freilich bald nach dem Tode verschwinden. GIRSCHNER veröffentlichte 1887 einen Aufsatz über die Färbung der Dipterenaugen, in dem er naturgemäß dieser Familie seine besondere Aufmerksamkeit widmete, und bemerkte dort, daß namentlich die *Chrysops*- und *Haematopota*-Weibchen in ihren schön gezeichneten und in allen Regenbogenfarben schimmernden Augen wohl die schönsten Augen aller Insekten besäßen. Er stellte fest, daß die beim Weibchen meist das ganze Auge einnehmende Zeichnung beim Männchen auf den ventralen Teil des Auges beschränkt ist. Er suchte die Augenfärbung biologisch zu erklären; aus der Tatsache, daß sie hauptsächlich bei Formen vorkommt, die infolge ihrer Lebensweise meist den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, schloß er, daß sie geeignet und bestimmt sei, das grelle Sonnenlicht zu dämpfen. Damit sei allerdings auch eine Verschlechterung des Sehvermögens gegeben, weshalb eine Augenzeichnung nie bei solchen Formen vorkomme, die zwar auch in direktem Sonnenlicht fliegen, aber auf ein gutes Sehvermögen angewiesen seien.

Der Unterschied zwischen den Augen beider Geschlechter ist zum Teil schon im Äußeren ganz enorm, z. B. bei *Haematopota pluvialis*. Die Augen des Männchens (Taf. XXII, Fig. 10) berühren sich in der Stirnmitte und wölben sich dorsal empor, dadurch dem Kopf einen nierenförmigen Umriß mit ventraler Einbuchtung verleihend. Beim Weibchen dagegen (Taf. XXII, Fig. 11) schiebt sich die breite Stirn dazwischen, auch fehlt die dorsale Vergrößerung des Augenfeldes, so daß der Kopf, von vorn gesehen, eine biskuitförmige Umrahmung erhält. Das Auge des Weibchens zeigt dunkle Grundfarbe mit vier helleren Querbinden. Es erweist sich durch seine gleichmäßige Ausbildung als ein völlig einheitliches Organ. Beim Männchen jedoch entspricht nur die ventrale Partie der Gestaltung des Weibchenauges, während der dorsale Teil in scharfer Begrenzungslinie mit gleichmäßiger hellerer Färbung und gröberer Facettierung einsetzt. Danach ist wohl zu erwarten, daß man es hier mit wirklichen Doppelaugen zu tun hat. Eine Deutung nach dieser Richtung hin gibt für verwandte Arten, bei denen ein ähnlicher Geschlechtsdimorphismus obwaltet, Rádl (1900a), indem er anführt, daß bei einigen *Tabanus*-Arten Doppelaugen zustande kommen, »während andre Tabani einfache Augen besitzen. Auch verwandte Gattungen (*Therioplectes luridus*, *Hexatoma pellucens*) besitzen ähnlich gebaute Doppelaugen«.

Bei *Tabanus bromius*, *Tabanus micans* und *Chrysops rufipes*, von denen ich konserviertes Material besaß, erweist sich Geschlechtsdimorphismus und Differenzierung des Männchenauges ähnlich wie bei *Haematopota*. Sehr wenig unterscheiden sich dagegen die beiden Geschlechter von *Tabanus montanus* sowohl in der Ausdehnung als in der Färbung der Augen. Beim Weibchen kommt es zwar nicht wie beim Männchen zu einem Berühren beider Augen, doch ist die trennende Stirn sehr schmal. Bei beiden Geschlechtern zeigt das Auge eine metallisch grünschimmernde Grundfarbe mit drei bronzefarbenen Querbinden. Ein Unterschied besteht nur darin, daß beim Männchen die dorsale Binde von der Stirnmitte ab zwar kräftig einsetzt, im weiteren Verlauf aber verblaßt und schließlich verschwindet, ehe sie, wie beim Weibchen, den Augenrand erreicht. Dem äußeren Anscheine nach könnte man dazu neigen, den Männchen dieser *Tabanus*-Species einfache Augen zuzuschreiben, um so mehr als auch der Kurvenverlauf der Facettenreihen dafür zu sprechen scheint. Genauere Untersuchungen lehren jedoch, daß auch hier eine allerdings wenig scharf markierte Differenzierung in zwei Augenabschnitte vorliegt, und zwar bereits von der mittleren der drei Querbinden ab. Bei *Tabanus bromius*, *Haematopota pluvialis*, *Chrysops rufipes* beginnt das dorsale Auge oberhalb des gezeichneten Augenteiles. Wie das Beispiel von *Tabanus montanus* lehrt, gilt dies jedoch nicht allgemein; die Augenfärbung kann auch auf das Dorsalauge übergreifen.

Soweit ich Einblick in die Literatur erlangt habe, finden sich noch nirgends Angaben über den Grund dieser sonderbaren Farbenerscheinung. Exner (1891), der das ähnliche Phänomen der Pseudopupillen behandelt, führt deren Entstehung darauf zurück, daß vor dem schwarzen Irispigment noch eine andre, das Licht nicht vollständig absorbierende Masse liegt, die als ein Tapetum farbiges Licht reflektiert. Die Augenfärbung unterscheidet sich davon jedoch dadurch, daß sie nicht je nach dem Standpunkte des Beschauers an wechselnder Stelle erscheint, sondern objektiv an der Augenoberfläche lokalisiert ist. Es liegt nahe, als Grund dafür eine verschiedene Ausbildung des unter der Cornea befindlichen Pigments anzunehmen; aber es erweist sich über das ganze Auge hinweg als gleichmäßig. Des weiteren könnte man die bei Tabaniden abweichende Gestaltung der Tracheen, wovon noch zu sprechen sein wird, dafür verantwortlich machen, doch auch diese stimmt in gezeichnetem und ungezeichnetem Augenteile überein. Als ich die Weichteile von der Cornea entfernte und diese auf dunklem Grunde bei auffallendem Lichte betrachtete, war ich nicht wenig überrascht, die Augenfärbung noch in völlig unveränderter Weise zu finden. Bei durchfallendem Lichte jedoch oder auf weißer Unterlage verschwand jede Spur davon. Daraus geht hervor, daß der Grund für die Augenzeichnung der Tabaniden lediglich in der feineren Struktur der Cornea zu suchen ist; ein direkter Nachweis ist indessen nicht möglich. Daß nach dem Tode der Tiere die Färbung sich verändert und vergeht, dürfte seine Erklärung in dem durch das Eintrocknen bewirkten Verlust dieser specifischen Struktur finden.

Die oben ausgesprochene Annahme, daß die Tabanidenmännchen Doppelaugen besitzen, wird durch geeignete Schnitte bestätigt. Denn während beim Weibchen von *Tabanus bromius* z. B. (Taf. XXII, Fig. 12) das Auge eine gleichsinnig verlaufende Krümmung aufweist, in deren oberstem Drittel die Facettengröße und die Entfernung der Cornea von der Basalmembran kontinuierlich zunimmt, um dann im weiteren Verlauf die bis dahin erreichten Dimensionen beizubehalten, zerlegt sich das des Männchens (Taf. XXII, Fig. 13) in zwei zwar gleich pigmentierte, aber trotzdem wohl unterschiedene Abschnitte. Die Dorsalpartie zeigt eine schwache gleichmäßige Krümmung der Cornea, während die Basalmembran nahezu in einer Ebene verstreicht, nur im dorsalen Ende erleidet sie merkwürdigerweise eine geringe Ausbiegung distalwärts. Die Ommatidien sind, abgesehen von den am weitesten dorsal gelegenen, in sehr spitzem Winkel zueinander geneigt, ja teilweise fast parallel. Im Ventralauge dagegen hat sich die Cornea der Basalmembran bedeutend genähert. In der Krümmung und in der stärkeren Neigung seiner Ommatidien erinnert dieser Teil des Auges an das des Weibchens. Ähnliche Verhältnisse bestehen auch für *Haematopota*, während bei *Tabanus montanus* der Übergang der beiden Augenteile weniger plötzlich geschieht.



Textfig. 5.
Chrysops rufipes. ♂. III, 3, auf $^3/_4$ verkl.

Weit auffälliger als bei den genannten Gattungen ist der Unterschied zwischen den beiden Augenteilen des Männchens bei *Chrysops* (Textfig. 5), wo die Basalmembran im allgemeinen ihre Krümmung in ihrer gesamten Erstreckung beibehält, während die Cornea von oben nach unten sich zunächst gleichmäßig von ihr entfernt, bis sie dann an der Übergangsstelle beider Teilaugen mit einer Knickung sich der Basalmembran wieder nähert, um danach dieser parallel weiter zu verlaufen.

Der Aufbau der Facettenglieder erweist sich bei den Tabaniden als im wesentlichen übereinstimmend mit der bei Dipteren typischen Form. Besonders klar tritt die eigenartige Anordnung der Rhabdomere hervor, von denen das siebente vielfach radiale Fortsätze erkennen läßt, durch die es mit den übrigen kommuniziert (Taf. XXII, Fig. 18). »Die Retinulazellen bilden zusammen ein Rohr von ziemlich ansehnlichem Lumen, das durch sieben vorspringende Leisten von kreisrundem Querschnitt eingeengt wird. Diese ziehen, von der Seite gesehen, als stark lichtbrechende, gleich dicke Fäden von vorn bis hinten, wo sie allmählich dünner und blässer werden und vor dem hinteren Ende ganz verschwinden; vorn aber, wo das Lumen der Retinula sich verengert, konvergieren sie und treten am vordersten Ende in innigen Kontakt miteinander. Sie enden dort, an der Hinterseite der Kristallzellen, auf einen ganz kleinen Gesamtquerschnitt zusammengedrängt.« (Grenacher S. 89.) Die Retinulakerne zeigen bei *Tabanus micans* dieselbe Anordnung wie bei den Stratiomyiden (Taf. XXII, Fig. 14), bei *Tabanus bromius* jedoch sind sie in der Längserstreckung der Retinula verteilt. Proximal tritt bei sämtlichen Tabaniden eine achte Zelle auf, und zwar an der von ihr mit Zähigkeit behaupteten Stelle zwischen der ersten und zweiten Retinulazelle. Sie bildet sogar ein nach innen vorragendes Rhabdomer aus, während zu gleicher Zeit das siebente sich in den Kreis der sechs übrigen zurückzieht (Taf. XXII, Fig. 15 *a*, *b*). Sehr deutlich treten acht helle Stränge hervor, jeder in einer Retinulazelle verlaufend, offenbar Nervenstränge, von deren feinerer Struktur jedoch nichts zu erkennen ist (Fig. 15 *b*). Auch unterhalb der Basalmembran noch sind je acht zusammengehörige Nervenfasern mit voller Klarheit zu unterscheiden.

Abweichend von der Norm sind die Hauptpigmentzellen im Dorsalauge des *Haematopota*-Männchens gestaltet, indem ihr distales, an die Cornea angrenzendes Ende frei von Pigment ist (Taf. XXII, Fig. 16).

Bei den Gattungen *Tabanus* und *Haematopota* finden sich zwischen den Ommatidien wohl ausgebildete Tracheen. Sie ordnen sich in der Weise ein, daß jede derselben an vier verschiedene Ommatidien angrenzt und infolgedessen auch einen meist vierseitigen Querschnitt aufweist, der bei *Haematopota* infolge seitlicher Einbuchtungen in wechselnder Gestalt erscheint. Längsschnitte, z. B. von *Tabanus bromius* (Taf. XXII, Fig. 17), zeigen, daß nach ihrem inneren Lumen zu, besonders auffallend in der Höhe des dioptrischen Apparates, von den Nebenpigmentzellen aus horizontale Pigmentfortsätze vorspringen. Auf Querschnitten (Taf. XXII, Fig. 18) ist zu erkennen, daß man es im distalen Teile mit Pigmentblättchen zu tun hat, die meist zu dritt in gleicher Höhe von verschiedenen Seiten her einander entgegenstreben. Weiter proximal reduzieren sie sich zu zapfenförmigen Gebilden. Wie schon a priori anzunehmen ist, durchbricht das Pigment jedoch nicht die begrenzende Tracheenlamelle, sondern stülpt sie, sie vor sich herschiebend, nach innen ein, so daß jeder Pigmentfortsatz nach der Trachee zu allseitig von deren Lamelle begrenzt ist, während er nach der von ihr abgewendeten Seite unmittelbar an seine Mutterzelle sich anschließt. Bei *Haematopota* ist gleichfalls an den Tracheen eine entsprechende Erscheinung von nach innen ragenden Zapfen und Leisten zu konstatieren, jedoch ohne eingelagertes Pigment (Taf. XXII, Fig. 16). Wahrscheinlich steht diese Abweichung in Beziehung zu der teilweisen Pigmentreduktion, wie sie in den Hauptpigmentzellen eingetreten ist.

Ohne Zweifel wird durch diese eigenartige Ausbildung der Tracheen eine weit ausgiebigere Absorption bzw. Reflexion des nicht zu verwertenden Lichtes bewirkt, als wie sie durch einfach verlaufende Tracheen geschehen kann.

Wie bereits erwähnt, hat Rádl (1900a) auf das Vorhandensein von Doppelaugen auch bei *Therioplectes luridus* und *Hexatoma pellucens* aufmerksam gemacht. Nach Sammlungsexemplaren zu urteilen, darf man solche auch für *Tabanus ater*, *bovinus* und *solstitialis* in Anspruch nehmen, aber immer nur für das Männchen.

Bibioniden.

Eine der bekanntesten Vertreterinnen dieser Familie ist die zwar nur im Frühjahre, dann aber sehr zahlreich auftretende Trauermücke oder Aprilfliege, *Bibio marci*. Lange schon ist der auffallende Unterschied in der Kopfform und Größe der Augen der beiden Geschlechter bekannt. Aber erst 1886 berichtete Carrière, daß neben den rotgefärbten Augen des Männchens, die man bisher allein beachtet hatte, sich auch kleine dunkler pigmentierte an der Ventralseite finden, die denen des Weibchens entsprechen, und gab auch bereits eine bis auf wenige Punkte zutreffende Beschreibung des anatomischen Baues dieses Doppelauges. Zimmer (1897) nahm später auf diese Mitteilung Carrières Bezug und ergänzte sie dahin, daß auch bei den Gattungen *Dilophus* und *Penthetria* dieselbe Erscheinung auftrete. 1908 endlich gab Hesse die Abbildung eines Sagittalschnittes von *Bibio marci*, um daran die auffälligsten Unterschiede der beiden Augen anzudeuten.

Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf *Dilophus vulgaris*, dessen Vorkommen nicht allein auf das Frühjahr beschränkt ist und der eine ebensolche Differenzierung der Augen aufweist. Der Kopf des Weibchens (Taf. XXIII, Fig. 20) ist abgeplattet und durch das vorgeschobene Untergesicht schnauzenartig verlängert. An den Seiten des mittleren Drittels seiner Längserstreckung liegen die beiden dunkel pigmentierten unbehaarten Augen und ziemlich weit von ihnen entfernt, am dorsalen Ende des Kopfes, die drei Ocellen. Beim Männchen dagegen (Taf. XXIII, Fig. 19) wölben sich zwei mächtige hellrot pigmentierte, zart behaarte Facettenaugen über die Stirn bis zu den drei Ocellen vor, sich in der Mittellinie berührend. An sie schließt sich jederseits ein kleines, dunkler pigmentiertes Auge an, das in seiner Ausbildung dem des Weibchens gleicht.

Im Auge des Weibchens (Taf. XXIII, Fig. 25) läßt die Corneafacette zwei deutlich getrennte Teile erkennen, eine sich wenig färbende Außenlamelle und eine proximal sich anschließende intensiv gefärbte weichere Substanz, die sich nach innen linsenartig vorwölbt (Taf. XXIII, Fig. 23). Eine feine Streifung deutet auf schichtenweise Zusammensetzung. Daran schließt sich der meist schwach gefärbte Pseudoconus. Die vier Kristallzellen sind verhältnismäßig groß, und ihre Kerne sind ihnen am distalen Ende aufgelagert. Die Retinula erscheint siebenteilig. Die Rhabdomere erstrecken sich nur in knapp Zweidrittellänge der Retinula. In dem unteren sich verjüngenden Drittel liegen die zugehörigen Kerne. Auch hier ist außer den sieben noch ein achter Kern zu konstatieren, und zwar am weitesten distal gelegen. Das Pigment ist dunkel und in reichlicher Menge vorhanden. Es tritt auf als Irispigment in den zwei Hauptpigmentzellen und zahlreichen Nebenpigmentzellen und als grobkörniges Retinapigment, das von der Basalmembran aus sich bis ungefähr zum Kernlager hin an den Retinulis aufwärts zieht. Auch die Retinulazellen selbst und das äußere Opticusganglion weisen zahlreiche Pigmentkörnchen auf.

Das Ventralauge des Männchens ist völlig entsprechend, nur in geringerer Gesamtausdehnung, ausgebildet. Desto mächtiger aber ist das Dorsalauge entfaltet (Taf. XXIII, Fig. 24). Die Basalmembran verläuft kontinuierlich durch beide Augen, folgt aber dorsal einem größeren Krümmungsradius. Die Cornea dagegen erleidet an der Übergangsstelle beider Augen eine zweimalige nahezu rechtwinkelige Umbiegung; dadurch wird bewirkt, daß die Längsausdehnung der

Facettenglieder im Dorsalauge, indem sie zugleich nach der Mediane hin allmählich zunimmt, den zwei- bis vierfachen Wert der des Ventralauges erreicht. Das Pigment des Dorsalauges ist weniger dicht und viel heller als im Ventralauge und findet sich auch nicht innerhalb der Retinulazellen und des äußeren Ganglions.

Die in die Medianspalte hereinreichenden rudimentären Facetten weisen darauf hin, daß im Laufe der Entwicklung die dorsalen Ommatidien ihre auffallende Längsausdehnung durch allmähliche Verlängerung nach außen erlangt haben, so daß die auf eine Linie reduzierte Stirn, die früher in gleicher Höhe mit der Cornea gelegen haben mag, nun tief zwischen den beiden vorquellenden Augen eingebettet liegt. Dieses Verhalten erinnert ganz an die von den Ephemeriden bekannte Bildung der »Turbanaugen«.

Die Cornea zeigt im Scheitelauge (Taf. XXIII, Fig. 21) eine ähnliche Ausbildung wie im Weibchen- bzw. Ventralauge, nur beschränkt sich die linsenartige proximale Vorwölbung des weicheren Corneateiles auf die Mitte jeder Facette. Der Pseudoconus war auf einzelnen Präparaten sehr gut erhalten und zeigte nur geringe Schrumpfungen. Auf die bereits von Carrière erörterte Frage, ob er zur Cornea oder zu den Kristallzellen gehört, werde ich an andrer Stelle zurückkommen. Die Kristallzellen sind rigid. In ihrer Längserstreckung und durch die distale Auflagerung ihrer Kerne erinnern sie an echte Kristallkegel.

Die Rhabdomere reichen ebenso wie beim Weibchen nicht ganz bis zur Basalmembran heran. Auf Querschnitten (Taf. XXIII, Fig. 22*b*) erweist sich die Retinula als regelmäßig sechsteilig. Das Pigment der Hauptpigmentzellen schiebt sich, wie dies auch auf Längsschnitten zu erkennen ist, in sechs zapfenförmigen Fortsätzen zwischen die Retinulazellen ein. In der Mitte der sechs kreisförmig angeordneten Rhabdomere tritt ein siebentes auf. Es wird nicht, wie es sonst meist geschieht, von einem schmalen Plasmaseptum getragen, nach innen vorgeschoben, sondern es ist innerhalb der Retinularöhre selbst von Zellplasma umgeben. Es entsendet zwar weiter proximal einen hellen Fortsatz in den Kranz der umgebenden Retinulazellen hinein; dieser ist jedoch in der Hauptsache nervöser Natur. In gleicher Höhe mit diesem Fortsatz, um eine Zelle von ihm entfernt, liegt ein Kern, der ohne Zweifel einer abortiv gewordenen achten Zelle zugehört (Fig. 22*c*). Im weiteren Verlaufe markieren sich immer deutlicher, den Rhabdomeren beigeordnet, helle Stränge innerhalb des Plasmas der Retinulazellen (Fig. 22*d*), offenbar Nervenstränge, wie sie bei Tabaniden bereits zu konstatieren waren. Innerhalb derselben liegen die Kerne der Retinulazellen (Fig. 22 *e*, *f*), und zwar der der siebenten etwas oberhalb der sechs übrigen. Ehe die Rhabdomere die Membran erreichen, verschwinden sie allmählich, und nur je sieben Fasern, mit etwas dunklerer Differenzierung in der Mitte (Fig. 22 *g*), verlaufen nach der Membran und dem äußeren Ganglion. Das Retinapigment ist nur spärlich ausgebildet.

Bei *Bibio marci* sind die Verhältnisse im wesentlichen dieselben wie bei *Dilophus*, auch im Ventralauge, nur färbten sich hier die Kristallzellen äußerst schwach. Dies gibt offenbar Hesse (1908) Veranlassung zu der Bemerkung, daß im Gegensatze zum Frontauge im Seitenauge ein echter Pseudoconus vorhanden sei, da der distale Teil der Kegelzellen gleichsam von einer Secretvaculoe erfüllt sei. Ich glaube jedoch nicht, daß dieser Unterschied von irgendwelchem Belang ist, da bei den verwandten Formen die Kristallzellen des Ventralauges denen des Scheitelauges im Bau völlig entsprechen. Auch die übrigen Species der Gattung *Bibio*, *B. johannis*, *B. laniger*, *B. hortulanus*, lassen darin keine wesentliche Abweichung erkennen.

Von *Penthetria* vermochte ich kein Exemplar zu erbeuten. Nach getrockneten Tieren zu urteilen, darf man auch bei den Männchen dieser Gattung eine entsprechende Differenzierung der Augen erwarten, wie dies auch schon Zimmer (1897) angibt.

Dagegen zeigt die ebenfalls zu den Bibioniden gehörige Gattung *Scatopse* in beiden Geschlechtern übereinstimmend dieselbe gleichmäßige Ausbildung der Augen, die in Dimensionen und Pigmentierung an die der Weibchen von *Bibio* und *Dilophus* erinnern.

Simuliden.

Die Familie der Simuliden wird vertreten durch kleine Dipteren, die leicht der Beobachtung entgehen. Und doch sind sie durch ihre blutsaugenden Weibchen höchst berüchtigt; denn zu ihnen gehört die Kolumbatscher Mücke, die in den Donauniederungen bereits ganze Viehbestände vernichtet hat. In ihrem Habitus erinnern sie einigermaßen an manche Bibioniden. Die einzelnen Arten sind sehr schwer zu unterscheiden. Unter meinem Material hatte ich mehrere Species — eine davon glaube ich für *Simulium ornatum* ansprechen zu dürfen —, die in der Anatomie der Augen indessen keine wesentlichen Unterschiede erkennen lassen. Mit der Lupe schon bemerkt man, daß auch bei ihnen in den Augen ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus obwaltet, indem das Männchen außer zwei dunkel pigmentierten Ventralaugen, die denen des Weibchens entsprechen, noch zwei hellrote großfacettierte

Augen besitzt (Taf. XXIII, Fig. 26), deren Cornеafläche fast horizontal sich ausbreitet, so daß ein wirkliches »Scheitelauge« entsteht (Taf. XXIII, Fig. 29).

Das Auge des Weibchens (Taf. XXIII, Fig. 27) ist charakterisiert durch sein dunkles Pigment, das ähnlich wie bei den Bibioniden auch in das äußere Opticusganglion übertritt. Die Corneafacette (Taf. XXIV, Fig. 32) ist außergewöhnlich weit nach außen vorgewölbt und entsendet nach innen einen weicheren Fortsatz, der bis an die Kristallzellen heranreicht. Sieben Rhabdomere sind ausgebildet; das mittelste färbt sich jedoch nur wenig kräftig und variiert auch in der Form des Querschnittes, so daß es den Anschein eines rudimentären Gebildes erweckt (Taf. XXIV, Fig. 33). Die zugehörigen Kerne liegen in der Längserstreckung der Retinula zerstreut.

Das Ventralauge des Männchens stimmt damit völlig überein. Das Scheitelauge dagegen zeigt eine interessante Abweichung vom Normaltypus des Facettenauges, indem die Rhabdomere samt den dazugehörigen Retinulazellen die Basalmembran durchbrechen, das äußere Opticusganglion durchsetzen und konvergierend bis an das innere Ganglion sich erstrecken, so daß jedes Rhabdomer nur zu einem Viertel zwischen dioptrischem Apparat und Basalmembran, zu drei Vierteln jedoch proximal von der Membran gelegen ist (Taf. XXIII, Fig. 28, 29). Diese nach innen gerichteten Fortsätze der Retinulae ragen in ihrer Gesamtheit nicht als ein regelmäßig kegelförmiger Zapfen nach innen vor, wie es auf einigen Schnitten wohl erscheint, sondern passen sich an die gegebenen Raumverhältnisse in der Weise an, daß sie außer in dem nach vorn gelegenen Raume auch lateral vom inneren Ganglion sich finden. Infolgedessen verläuft eine Gesamtretinula selten in gerader Linie, sondern ist meist sanft, zum Teil auch ziemlich plötzlich und oft mehrmals gebogen. Daß dieses jedoch für den Gang der Lichtstrahlen innerhalb des Rhabdoms ohne Belang ist, ist u. a. bereits von Exner (1891) erörtert worden, da ein Rhabdom die einmal eingedrungenen Lichtstrahlen in ähnlicher Weise fortzuleiten imstande ist, wie die gebogenen Glasstäbe an einer Mikroskopierlampe. Die dem inneren Ganglion entstammenden Nervenbündel winden sich zwischen den Verlängerungen der Retinulae hindurch, um dann in das äußere Ganglion überzugehen, das in normaler Lagerung und Ausdehnung sich erstreckt.

Im Aufbau der Ommatidien sind die großen Dimensionen des dioptrischen Apparates bemerkenswert. Dessen Größenverhältnis zur

Retinula wird jedoch dadurch normal, daß diese sich in der angegebenen Weise bedeutend verlängert (Taf. XXIV, Fig. 30). Die Corneafacette wölbt sich mehr als halbkugelig nach außen vor, so daß sich die Einzelfacetten durch tief einschneidende Furchen voneinander abheben. Bis zur Tiefe dieser Incisur ist die Cornea von größerer Härte, während sich weiter proximal als Pseudoconus eine offenbar weichere Substanz anschließt, die sich wie ein Keil zwischen die vier Kristallzellen einschiebt und bis fast zur Retinula heranreicht. Der gesamte Pseudoconus ist also hier ohne jeden Zweifel lediglich ein Teil der Cornea. Die Kristallzellen sind von lang gezogen spindelförmiger Gestalt. Sie schließen nur proximal aneinander, während distalwärts der Pseudoconus trennend dazwischen lagert.

Das Pigment der beiden Hauptpigmentzellen ist dunkelgrau und nur wenig kräftig ausgebildet. Die Nebenpigmentzellen führen hellgelbes, zartes Pigment und gewähren durch ihre regelmäßige Anordnung äußerst reizvolle Bilder (Taf. XXIV, Fig. 31*a*). Zwischen je zwei Sechseckseiten zweier benachbarten Retinulae lassen sich meist bis zu acht zählen, so daß ein Ommatidium von 48 Nebenpigmentzellen umgeben sein dürfte. Die Retinula nimmt bis zur Basalmembran kontinuierlich an Umfang zu (Taf. XXIV, Fig. 30), verjüngt sich jedoch wieder beim Durchtritt durch die Membran und behält dann innerhalb des äußeren Ganglions annähernd dieselbe Weite bei, um sich schließlich ganz allmählich zapfenförmig auszukeilen. Ihr proximales Ende ist markiert durch ein Pigmenthäufchen.

Sechs Rhabdomere sind gleichwertig ausgebildet (Taf. XXIV, Fig. 31 *a*—*c*) und regelmäßig im Kreise geordnet. In ihrer Mitte findet sich der Rest eines siebenten, von dem eine Verbindung mit einer Zelle nicht nachzuweisen ist. Irgendwelche physiologische Bedeutung desselben dürfte wohl als ausgeschlossen gelten. Die Kerne der sechs Retinulazellen liegen an der Stelle der größten Weite der Retinula, also unmittelbar über der Membran. Jeder ist eingebettet in einen hellen Nervenhof, von dem aus feinste Verzweigungen horizontal und distal nach den Rhabdomeren zu ausstrahlen (Taf. XXIV, Fig. 30*b* u. 31*b*). Außer ihnen treten noch ein siebenter und achter Kern an jeder Retinula auf, jener am distalen Ende (Fig. 31*a*), dieser in unmittelbarer Nähe der Basalmembran (Fig. 31*c*). Sie sind zwar bedeutend kleiner als die sechs Retinulakerne, doch ist kaum zu bezweifeln, daß sie den abortiv gewordenen zwei Retinulazellen zugehören, die an der Achtzahl fehlen. Dies wird besonders dadurch wahrscheinlich, daß sie sich in der Weise der Retinula angliedern, daß eine Retinulazelle trennend zwischen sie tritt. Es liegt also eine für die in Frage kommenden Zellen typische Anordnung vor. Das Zellplasma zeigt als Besonderheit distal von den Kernen eine grobe schaumige Struktur und färbt sich dunkler (Fig. 30*b*). Auf einzelnen Präparaten ist diese Partie geschrumpft, und es klaffen in ihr Lücken — ein Zeichen, daß sie von weniger fest gefügter Substanz ist als das übrige Zellplasma.

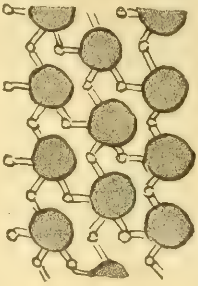
Von den Retinulakernen aus, die bereits in einen Nervenhof eingebettet sind, erstrecken sich proximalwärts innerhalb des Plasmas, den Rhabdomeren zugeordnet, sechs helle Nervenstränge, die im äußeren Opticusganglion etwas anschwellen, so daß sie dort unmittelbar aneinander grenzen. Nach dem Passieren dieses Ganglions werden sie allmählich wieder dünner, lassen sich aber bis zum proximalen Ende jeder Retinula mit Sicherheit verfolgen.

Es erhebt sich nun die Frage: Wie wird eine centrale Nervenleitung ermöglicht? Zuvor sei das äußere Ganglion nach seinem allgemeinen Bauplan skizziert. Zwei Hauptteile lassen sich daran unterscheiden, eine Körnerschicht (Fig. 30*e*) und eine Molekularschicht (Berger) oder Schicht der Punktsubstanz (Rádl) (Fig. 30 *f*—*g*). Beide sind durch feine Lamellen nach außen und gegeneinander abgegrenzt. Die Körnerschicht wird von zahlreichen neben- und zum Teil übereinander gelagerten Zellkernen gebildet. Meist sind sie von annähernd gleicher Größe, doch treten auch einzelne kleinere dazwischen auf. Die Grundsubstanz der Molekularschicht färbt sich gleichmäßig; über ihre Zusammensetzung aus Neurogliafasern, wie dies Rádl (1900a) beschreibt, ergaben meine Präparate keinen sicheren Aufschluß. Innerhalb dieser Schicht treten anscheinend regellos kleine kräftig gefärbte Kerne auf, offenbar solche der Neurogliazellen im Sinne Rádls. Vielfach lassen sich in deren Umgebung hellere Differenzierungen innerhalb der Punktsubstanz konstatieren; vielleicht dürften diese Gliasubstanz sein.

Die dem inneren Ganglion entstammenden Nervenfasern verteilen sich gleichmäßig zwischen den Retinulis und verlaufen durch das äußere Ganglion hindurch bis in die Körnerschicht (Fig. 30). Hier tritt jede Faser an einen Kern heran und umgibt ihn in ähnlicher Weise, wie dies bereits von den Retinulakernen zu berichten war. Zuweilen, jedoch nicht immer, scheint es, als ob von den Nervenhöfen dieser Kerne aus feinste Ausstrahlungen ausgehen und benachbarte Kerne in Verbindung setzen. Soviel ist jedoch mit völliger Sicherheit zu konstatieren, daß »Retinulafaser« und »Ganglienfaser« — wie ich die beiderlei Fasern bezeichnen will — voneinander verschieden sind, daß nicht eine in die andre übergeht, sondern daß jede ihren besonderen Verlauf nimmt, die »Retinulafaser« von den Retinulakernen bis zur proximalen Spitze des Ommatidiums und die »Ganglienfaser« vom inneren Ganglion bis zu einem Kerne der Körnerschicht.

Daß aber doch eine Verbindung zwischen ihnen wenigstens angedeutet ist, lehrt das Studium der Querschnitte (Fig. 31). In Höhe der Basalmembran (Fig. 31*d*) tritt die Sechszähligkeit jeder Retinula klar zutage. Durch die Körnerschicht (Fig. 31 *e*) waren nicht ganz befriedigende Querschnitte zu erlangen, doch ließen sich bis zu sieben größere Kerne um die Retinula herum feststellen außer einer Anzahl kleinerer, die zu den Neurogliazellen gehören dürften. Die größeren sind bereits von einem Nervenhof umgeben. Innerhalb der Punktsubstanz (Fig. 31 *f*—*g*) tritt der Gegensatz zwischen »Retinulafasern« und »Ganglienfasern« dadurch hervor, daß jene schwach gefärbt, diese dagegen völlig hell sind. Die Retinulae behalten auch in dieser Region ihre Sechszähligkeit bei. Bei allen tritt zwar an gleicher Stelle der Peripherie eine siebente Faser auf, diese erweist sich jedoch als eine »Ganglienfaser«, schon durch ihre Farblosigkeit, besonders aber dadurch, daß sie von einem Kerne der Körnerschicht ab sich verfolgen läßt und proximal vom Ganglion nicht mehr nachzuweisen ist, also offenbar mit zum inneren Ganglion verläuft. Dieser Faser ist eigentümlich, daß sie sich in bestimmter Höhe seitlich verbreitert, als wollte sie das Ommatidium zum Teil umfassen. Weiter proximal jedoch reduziert sie sich wieder auf ihren normalen Querschnitt. Außer dieser einen »ommatidieneigenen Ganglienfaser« ordnen sich, die Eckpunkte regelmäßiger Sechsecke markierend, die übrigen ein, die zunächst keine Zugehörigkeit zu einer bestimmten Retinula erkennen lassen. Jeder dieser »Ganglienfasern« kommt ein bestimmter Bezirk der Punktsubstanz zu, der durch äußerst zarte Septen, denen die kleinen Kerne zugehören, gegen die benachbarten abgegrenzt ist. An einem Präparate, das größere Schrumpfungen erlitten hat, klaffen ganz erhebliche Lücken zwischen diesen einzelnen Partien, so daß sie völlig isoliert werden.

Während diese Verhältnisse im proximalen Teile des Ganglions äußerst klar vorliegen, komplizieren sie sich im distalen Teile dadurch, daß eine Horizontalverbindung zwischen »Ganglien-« und »Retinulafasern« bemerkt wird. (Fig. 31 *f*). Doch erscheint stets die »Ganglienfaser« allseitig abgegrenzt, also auch nach der Richtung dieser Verbindung hin, desgleichen auch die »Retinulafaser«. In annähernd gleicher Höhe besteht eine weitere Verbindung, nur ist hier ihre Richtung eine andre. Projiziert man beide auf eine Ebene (Textfig. 6), so zeigt sich, daß jede »Ganglienfaser« mit zwei verschiedenen Ommatidien in Beziehung tritt und daß jeder Retinula außer der einen ihr eigentümlichen noch die Hälften von vier verschiedenen »Ganglienfasern« entsprechen.


Textfig. 6.

Daß es sich tatsächlich um eine wirkliche Verbindung der beiderlei Nervenfasern handelt, dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein. Zwar bleibt, wie gesagt, im Querschnitt auch in der Höhe der angedeuteten Kommunikation scheinbar jede Faser ein für sich abgeschlossenes Ganze; daß eine Verbindung nach außen hin aber trotzdem möglich ist, lehrt das Beispiel der »Retinulafasern«, die, anscheinend ebenfalls allseitig abgeschlossen, doch mit den Stiftchensäumen der Rhabdomere in unmittelbarer Beziehung stehen müssen. Welche Fasern indessen miteinander kommunizieren, war nicht mit Sicherheit festzustellen.

Es mag befremden, daß eine sechsteilige Retinula mit fünf verschiedenen »Ganglienfasern« in Verbindung steht. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, daß die »ommatidieneigene« Faser ebenso wie die übrigen eine doppelte Verbindung eingeht, allerdings mit zwei verschiedenen Fasern derselben Retinula; wenigstens läßt die an einer Stelle auftretende seitliche Verbreiterung dieser Faser eine solche Deutung zu. Dann würde die Reizableitung der sechsteiligen Retinula durch 4 + 2, also sechs, halbe »Ganglienfasern« geschehen.

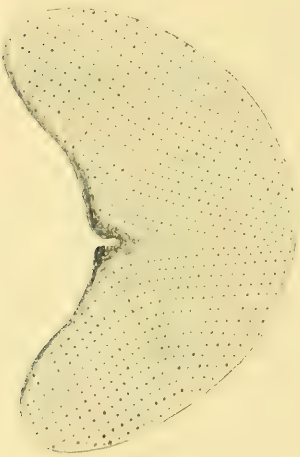
Auf Längsschnitten (Fig. 30 *f*) erweist sich die Horizontalverbindung als ein zwischen beiden Fasern gelegener heller Knäuel, von dem feinste Ausstrahlungen ausgehen.

Als ein Analogon zu diesem eigenartigen Facettenauge dürfte man das von Miltz (1899) beschriebene der Polyphemiden betrachten. Es zeigt eine ähnliche proximale Verlängerung der Retinulae und Art der Innervierung, sofern die »Ganglienfasern« sich senkrecht zur Längserstreckung der Ommatidien zwischen diesen hindurch winden, um schließlich in ungefähr halber Länge derselben an sie heranzutreten. Doch besteht nach der bisherigen Kenntnis ein Unterschied darin, daß bei den Polyphemiden das äußere Ganglion von dieser eigenartigen Gestaltung des Auges nicht mit betroffen wird. Ganz wie bei *Simulium* erstrecken sich auch bei diesen Krustern die »Retinulafasern« bis zum proximalen Ende des Rhabdoms. Miltz berichtet darüber: »Ich kann nur bemerken, daß ich auch im unteren Teile der Retinula auf

Querschnitten durch das Frontauge in der pigmentierten Hülle der Rhabdome helle lichtbrechende Flecke konstatierte, welche ich als die Querschnitte der Achsenfäden der Fibrillen deutete« (vgl. auch Miltz, Taf. I, Fig. 8*e*). Es dürfte also auch bei den Polyphemiden ein ähnlicher Unterschied zwischen »Retinula-« und »Ganglienfasern« bestehen.

Bombyliden und Acroceriden.

Biologisch bedeuten die von mir untersuchten Vertreter dieser beiden Familien strikte Gegensätze, denn zu den Bombyliden gehören die elegantesten und gewandtesten Flieger, die man nicht leicht ins Netz bekommt, zu den Acroceriden dagegen die stumpfsinnigen *Ogcodes*, die bei Eilenburg zu Hunderten an dürren Pappelzweigen saßen und in den untergehaltenen Schirm geklopft werden konnten. In der äußeren Morphologie der Augen jedoch zeigen die Männchen der Gattung *Ogcodes* und der Bombylidengattung *Anthrax* eine interessante Übereinstimmung, sofern bei beiden von dem seitlichen Augenrande her eine zarte Furche in horizontaler Richtung in das Auge sich eingräbt. Doch zieht sie nicht über das ganze Auge hinweg, sondern nur bis zu einem Drittel, indem sie gleichzeitig immer undeutlicher wird und schließlich ganz verschwindet. Die Anordnung der Facettenglieder zu den Seiten derselben ist spiegelbildlich gleich (Textfigur 7). Weiter nach der Mediane zu jedoch verlaufen die Facettenkurven völlig gleichsinnig über das Gesamtauge hinweg.

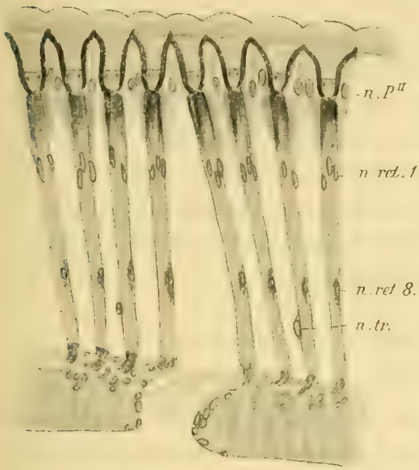


Textfig. 7.

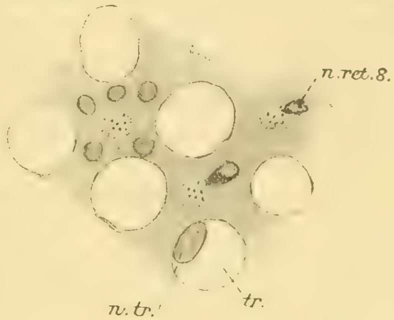
Sagittalschnitt des Auges von *Anthrax flava* ♂, schematisch. Die Anordnung der Facettenglieder in der dorsalen und ventralen Augenpartie ist spiegelbildlich gleich. III, 3, auf $^1/_2$ verkl.

Offenbar ist diese merkwürdige Erscheinung mit dem Phänomen der Doppelaugen in Beziehung zu bringen, obgleich auf Längsschnitten keinerlei verschiedene anatomische Ausbildung des dorsalen und ventralen Teiles zu erkennen ist. Vielmehr weisen die Facettenglieder in beiden Augenteilen genau dieselbe Bildung auf, ebenso das äußere Opticusganglion, das nur am seitlichen Rande, dieser Furche an der Corneaoberfläche entsprechend, eine Spaltung zeigt (Textfig. 8), nach der Mitte zu jedoch bald zu einer Einheit verschmilzt.

Daß es sich tatsächlich um die bei den Dipteren so weit verbreitete Duplicität des Auges handelt, wird noch besonders dadurch wahrscheinlich, daß andre Bombylidengattungen, also die nächsten Verwandten von *Anthrax*, wohl unterschiedene, äußerlich schon erkennbare Doppelaugen besitzen, wie z. B. *Bombylius venosus* ♂, *B. major* ♂. Die wesentlichen Unterscheidungsmerkmale beider Teilaugen sind ganz dieselben wie bei den bereits behandelten Familien, so daß es sich erübrigen dürfte, sie im einzelnen aufzuführen. Die Tracheen gewinnen bei den Bombyliden eine ziemlich weitgehende Ausbildung und sind durch eine relativ dicke Chitinmembran ausgezeichnet. In ihrer proximalen Erstreckung tritt jede mit einem großen Kerne in Verbindung. Die Retinula läßt ebenfalls eine ursprünglich achtteilige Anlage erkennen, wie Textfig. 9 illustriert.



Textfig. 8.
Facettenglieder von *Anthrax flava* ♂ aus dem seitlichen Augenrande. Das äußere Ganglion zeigt eine Spaltung. VII, 1, auf $^2/_3$ verkl.



Textfig. 9.
Querschnitte zu Fig. 8, links in Höhe der sieben Retinulakerne, rechts in Höhe des achten Kernes. VII, 4.

Scenopiniden, Thereviden und Leptiden.

Bei den Männchen dieser Familien treten ebenfalls Doppelaugen auf, nicht aber bei den Weibchen, wie irrtümlich in meinem Vorbericht (1907) für Thereviden und Leptiden angegeben ist. Ich glaubte seinerzeit, beide Geschlechter zu besitzen, fing jedoch später noch mehrere Weibchen, bei denen durchgehends nur einfache Augen nachzuweisen sind. Über die Gattung *Scenopinus* berichtete bereits Meigen:

»Netzaugen bei den Männchen oben zusammenstoßend, gegen den Fühler mit einem schwarzblauen Bändchen, unter diesem sind die Fazetten kleiner als oben.« (Bd. IV, S. 111.)

Die Unterschiede der beiden Teilaugen der Thereviden- und Leptidenmännchen sind im allgemeinen wieder dieselben, wie sie bisher oft schon aufzuführen waren (cf. Taf. XXIV, Fig. 34 von *Chrysopilus auratus* ♂). Entsprechend sind sie bei *Scenopinus fenestralis*. Bei *Thereva* sind die sieben Retinulakerne im oberen Viertel der Rhabdomere annähernd in einer Ebene orientiert. An der Basalmembran ist ein rudimentärer achter Kern an der ihm zukommenden Stelle zwischen der ersten und zweiten Retinulazelle gelegen, vollständig von dunklem Pigment umgeben. Die Tracheen sind so angeordnet, daß je vier an ein Ommatidium angrenzen. Bei *Chrysopilus* ist die Zahl der Tracheen um je zwei vermehrt. Im Bau des Facettengliedes sind keine wesentlichen Abweichungen von *Thereva* zu konstatieren.

2. Doppelaugen bei beiden Geschlechtern.

Empiden.

Bei den Empiden, diesen kleinen behenden Raubfliegen, ist das Phänomen der Doppelaugen fast ganz allgemein verbreitet, und zwar bei beiden Geschlechtern. Daß es bisher übersehen worden ist, dürfte seine Erklärung darin finden, daß diese Tiere meist sehr klein sind und daß bei getrockneten Exemplaren die Augen sehr bald zusammenschrumpfen. Das Gesamtauge besteht aus einem Dorsal- und Ventralauge, deren Grenzlinie meist sehr deutlich dadurch markiert ist, daß in Höhe der Fühlerwurzeln die Umrißlinie des Auges eine Einschnürung aufweist; über ihr ist das Auge hellrot pigmentiert, während es ventral davon eine ins Bräunliche gehende dunkle Färbung besitzt. Sehr charakteristisch zeigt dies u. a. der für die Leipziger Gegend seltene *Syneches muscarius* (Taf. XXV, Fig. 42), den ich in drei Exemplaren durch Keschern in hohem Grase fing. Die drei Ocellen sind auf dem höchsten Punkte des Kopfes an einem knopfartigen Höcker nach drei Richtungen hin in ähnlicher Weise orientiert wie die Reflectoren eines Leuchtturmes.

Die Empiden sind besonders dadurch interessant, daß die Duplicität des Auges bei den verschiedenen Gattungen und Arten in sehr wechselndem Maße ausgebildet ist. Ist ein Unterschied der beiden Teilaugen vorhanden, so besteht er immer darin, daß das eine, meist das dorsale, charakterisiert ist durch größeren Krümmungsradius, größere Facetten, längere Ommatidien, helleres Irispigment und weitgehende, ja zum Teil vollständige Reduktion des Retinapigmentes; das Ventralauge dagegen folgt einem kleineren Krümmungsradius, besitzt kleinere Facetten und kürzere Ommatidien und führt in der Gesamtausdehnung der Facettenglieder dunkles Pigment, das zum Teil noch unterhalb der Basalmembran im äußeren Opticusganglion anzutreffen ist. Innerhalb dieser durch die gemeinsamen Merkmale gegebenen Grenzen variiert die Ausbildung im einzelnen. So zeigt *Ocydromia glabricula* (Taf. XXIV, Fig. 35) die geringsten Differenzen, und würde man von der Pigmentierung absehen, so könnte man das Doppelauge derselben für ein einheitliches halten. Bei *Empis borealis* ♂ wird durch die verschiedene Krümmung der Basalmembran und durch den unregelmäßigen Verlauf der Cornea der Übergang beider Teilaugen schon deutlicher markiert. Dies geschieht in noch höherem Maße bei *Bicellaria spuria* (Taf. XXIV, Fig. 36). Daran dürfte sich mit fortschreitender Differenzierung *Hybos fumipennis* anschließen, und das Extrem zeigt unter den von mir untersuchten Formen *Syneches muscarius* (Taf. XXV, Fig. 40), bei dem die Basalmembran des Ventralauges sich von der des Dorsalauges nahezu rechtwinkelig absetzt. Außerdem ist hier das Pigment des Dorsalauges am meisten reduziert, da vom Irispigment nur noch das der Hauptpigmentzellen, und auch dieses nur wenig kräftig, vorhanden ist, während das der Nebenpigmentzellen völlig geschwunden ist (Taf. XXV, Fig. 41*a*). Das Retinapigment ist nur noch in geringen Spuren in der Nähe der Basalmembran nachzuweisen.

Von der Regel, daß die dorsale Augenhälfte vom Normaltypus abweicht, repräsentieren Vertreter der Gattungen *Hilara*, *Rhamphomyia* und *Tachydromia* interessante Abweichungen, sofern bei ihnen der ventrale Augenteil größere Facetten besitzt. Bei *Tachydromia minuta* zeigen diese eigenartige Ausbildung beide Geschlechter, bei *Hilara maura* kommt sie aber nur dem Männchen zu (Taf. XXIV, Fig. 39). Von *Hilara interstincta* und von einer kleinen *Rhamphomyia*-Species (*Rhamphomyia variabilis* nahestehend), bei denen ebenfalls der ventrale Augenteil differenziert ist, besaß ich nur Vertreter je eines Geschlechts (von dieser nur ♀, von jener nur ♂), vermag also nicht anzugeben, ob diese Bildung in beiden Geschlechtern gleich ist. Bei *Hilara maura* ♀ ist weder durch die Pigmentierung, noch durch veränderte Dimensionen der Elemente eine wesentliche Verschiedenheit beider Teilaugen zu konstatieren, aber doch ist durch die Einschnürung der Umrißlinie, ganz wie beim Männchen, unzweifelhaft eine Duplicität des Auges erkennbar. Wir stehen also vor der interessanten Tatsache, daß ein Doppelauge angelegt ist, dessen Teilaugen übereinstimmend ausgebildet sind.

Dieser Fall von äußerlich angedeuteten, in der Ausbildung aber gleichen Doppelaugen ist bei den Empiden durchaus nicht vereinzelt. Er kehrt wieder bei beiden Geschlechtern von *Empis trigramma*, *E. tesselata*, *Rhamphomyia nigripes*, ferner bei einer Anzahl von Weibchen, deren Männchen ich nicht zu erlangen vermochte: *Empis pennipes*, *bistorta*, *livida*. Dies ist offenbar eine ganz analoge Erscheinung, wie sie bereits von Acroceriden und Bombyliden zu konstatieren war.

Im Bau der Facettenglieder bieten die Empiden wenig Neues. Es sind immer sieben Rhabdomere gleichwertig ausgebildet, und zwar stehen sie in dem großfacettierten Augenteile relativ weit auseinander (vgl. Taf. XXIV, Fig. 38*a* u. Taf. XXV, Fig. 41*c*), nur in der Nähe des dioptrischen Apparates rücken sie enger aneinander (Fig. 41*b*). Immer zeigen sie die typische asymmetrische Anordnung. Sieben Retinulakerne sind in nahezu einer Ebene im distalen Teile der Retinula orientiert (Taf. XXIV, Fig. 37*b*, 38*a* u. Taf. XXV, Fig. 41*b*), und unmittelbar über der Basalmembran tritt der Kern einer achten abortiv gewordenen Zelle zwischen der ersten und zweiten Retinulazelle auf, meist von Pigment umgeben (Taf. XXIV, Fig. 37*d*, 38*b* u. Taf. XXV, Fig. 41*d*). Im Dorsalauge von *Syneches muscarius* haben die Nebenpigmentzellen, wie bereits erwähnt, ihr Pigment vollständig eingebüßt, nur ihr Zellplasma mit Kernen ist noch erhalten (Taf. XXV, Fig. 41*a*). Desto reichlicher sind jedoch die zwischengelagerten Tracheen ausgebildet, wovon der Querschnitt (Fig. 41*c*) eine Anschauung geben mag. Die Retinulazellen entsenden zwischen die Tracheen zahlreiche Plasmafortsätze, mittels derer die benachbarten Ommatidien anastomosieren. In ganz ähnlicher Weise wie die Retinulazellen sind auch die Nebenpigmentzellen durch die Tracheen deformiert (Fig. 41*a*). Unterhalb der Basalmembran vermochte ich, jedem Ommatidium zugeordnet, einen größeren Kern zu konstatieren, der ohne Zweifel den Tracheen zugehört. Eine ganz ähnliche Ausbildung weist das Dorsalauge der viel häufigeren verwandten Gattung *Hybos* auf, während das Ventralauge bei allen völlig normale Verhältnisse zeigt.

Asiliden.

Die größten und verwegensten Räuber unter den Dipteren gehören der Asilidengattung *Laphria* an. Geschützt durch einen dicken Chitinpanzer und starke Beborstung scheuen diese »Mordfliegen« selbst nicht davor zurück, stachelbewaffnete größere Hymenopteren zu überfallen. Sie sind außer durch ihren robusten, ja geradezu struppigen Habitus dadurch ausgezeichnet, daß ihr Kopf nicht, wie bei den meisten Dipteren, annähernd kugelige Gesamtform besitzt, sondern an der Frontseite abgeplattet ist und, von vorn gesehen, nierenförmigen Umriß zeigt (Fig. 43). In der dorsalen mittleren Einbuchtung erhebt sich in eleganter Kurve ein kleiner Höcker, an dem die drei Ocellen in ähnlicher Weise wie bei den Empiden nach verschiedenen Seiten hin angeordnet sind. Vier kräftige, leicht geschwungene Borsten geben dem Ganzen einen wirkungsvollen Abschluß.

Der besonderen Form des Kopfes entsprechend nehmen die Facettenaugen den weitaus größten Teil der Frontebene und die caudalwärts umgebogenen Seitenränder in Anspruch und lassen in der Mediane zwischen sich einen relativ kleinen Raum frei für die behaarte Stirn mit den langkolbigen Fühlern. Schon mit der Handlupe erkennt man, daß die Größe der Facetten nicht durchgehends gleich ist und daß der an die Stirn angrenzende mittlere Teil der Augenebene eine viel gröbere Struktur aufweist als die peripheren Gebiete. Dementsprechend verlaufen die Facettenkurven nicht gleichsinnig über die Augenoberfläche hinweg, sondern erleiden an der Übergangsstelle beider Teile eine deutliche Knickung. Ebenso tritt der Unterschied zwischen dem Augenmittelfeld und den peripheren Gebieten auf Schnitten hervor. An Fig. 44, die einen Sagittalschnitt von *Laphria flava* darstellt, ist ersichtlich, daß die Facettenglieder des dorsalen und ventralen Teiles bedeutend kleiner sind und dichter aneinander stehen als die der Augenmitte. Jene besitzen eine Weite von nur 0,025 mm, während diese eine solche von 0,05 mm erreichen (vgl. auch Fig. 45, 47, 49, die die Größenverhältnisse der centralen, ventralen und dorsalen Ommatidien veranschaulichen!).

Der Pseudoconus der Augenmitte (Fig. 45) vermag bei flüchtigem Zusehen wohl einen echten Kristallkegel vorzutäuschen, schon durch seine typisch kegelförmige Gestalt, dann aber auch dadurch, daß er aus einer intensiv färbbaren rigiden Substanz besteht, die trotz der Zerrungen und Dehnungen, die das Schneiden mit sich bringt, ihre kegelförmige Gestalt behauptet und keine Schrumpfungen oder Fältelungen aufweist. Die vier Kristallzellen, von verhältnismäßig winziger Kleinheit, schließen sich jedoch proximal daran an. Damit erweist sich dieses Auge nach seinen morphologischen Beziehungen als pseudocon, nach GRENACHER dadurch charakterisiert, daß der Pseudoconus vor den Zellen liegt, durch deren Tätigkeit er entstanden ist. In den ventralen Facettengliedern ist er ähnlich ausgebildet, nur ist er schmäler und kürzer (Fig. 47), während er im dorsalen Augenteile die für die Dipteren charakteristische becherförmige Gestalt annimmt, weniger rigid erscheint und in bedeutend kleineren Dimensionen auftritt (Fig. 49). In der Höhe der Kristallzellen zieht sich eine Zone dunklen Pigmentes entlang, das von zahlreichen Nebenpigmentzellen geliefert wird; ihre Zahl war nicht festzustellen, da sie anscheinend nicht regelmäßig und z. T. übereinander angeordnet sind.

Die Fig. 46, 48, 50 stellen Ommatidienquerschnitte der verschiedenen Regionen desselben Auges dar, in gleichem Größenverhältnis gezeichnet, an denen ihre differente Ausbildung deutlich hervortritt. Die hauptsächlichsten Unterschiede erstrecken sich

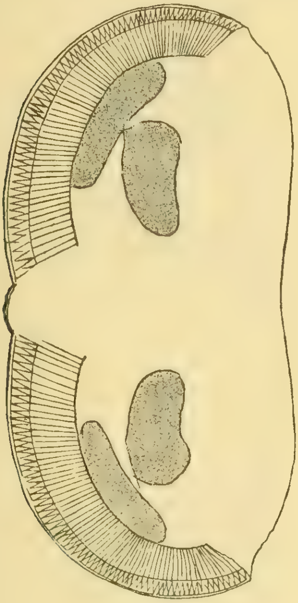
1) auf die Querschnittsgröße der Retinulae, die im dorsalen (Fig. 50) und ventralen Teil (Fig. 48) von nahezu gleicher, im Mittelfelde (Fig. 46) von etwa dreifach so großer Ausdehnung ist;

2) auf ihre verschieden dichte Anhäufung: Sie sind im dorsalen Teile geradezu aneinander gepreßt, platten sich gegenseitig ab und besitzen nur das Retinapigment als trennende Scheide zwischen sich; im Ventralgebiet ist die Anordnung mehr locker, zahlreiche Tracheen schieben sich zwischen Ommen und Pigment ein; in weit höherem Maße gilt dies jedoch vom Augenmittelfelde, wo die Facettenglieder so weit auseinander rücken, daß, besonders in Distalhöhe, keinerlei Verbindungen durch Pigmentbrücken mehr bestehen, wie solche proximal noch vorhanden sind;

3) auf die verschieden dichte Anordnung der Rhabdomere: Jede Retinula, gleichviel welchem Verbande sie zugehört, weist sieben Rhabdomere auf, die stets die charakteristische Gruppierung zeigen. Das Augenmittelfeld ist aber dadurch ausgezeichnet, daß die Rhabdomere unter Beibehaltung ihrer Gruppierung sich auf einen kleinsten Raum konzentrieren, so daß sie bei mittleren Vergrößerungen als eine Einheit erscheinen. Sie repräsentieren also ein Rhabdom in statu nascendi. In den peripheren Ommen jedoch bleiben sie deutlich getrennt.

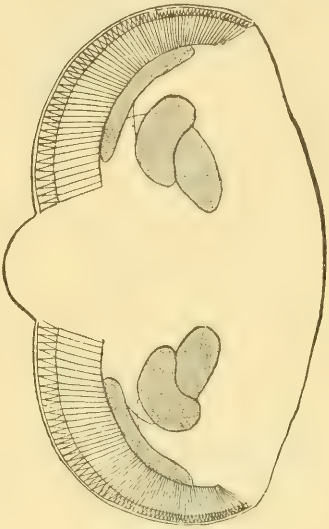
Alle Retinulae setzen sich aus acht Zellen zusammen; und zwar tritt distal zunächst der Kern der Zelle auf, die das siebente nach innen vorragende Rhabdomer trägt (Fig. 45—49 *a*), sodann in einer Ebene sechs Kerne (Fig. 45—49 *b*) und schließlich im proximalen Viertel noch ein achter, der einer nur gering ausgebildeten Zelle ohne Rhabdomer zugehört, die sich dort zwischen die erste und zweite einschiebt (Fig. 45—49*c*). In jeder Retinulazelle verläuft distalwärts ein heller, nur schwach gefärbter Nervenstrang, wie er in gleicher Weise für Tabaniden, Bibioniden und Simuliden zu konstatieren war. Das Retinapigment ist an der Basalmembran strahlig gruppiert (Fig. 51) und bildet von hier aus einen Mantel um die Retinula. Auch in den Retinulazellen selbst, zwischen Rhabdomer und dem Hauptteil des Zellkörpers, sind zahlreiche Pigmentkörner verstreut.

Von Asiliden wurden außer *Laphria* auch folgende Gattungen untersucht: *Pamponerus*, *Dasypogon*, *Dioctria*, *Dysmachus* und *Neoitamus*. Der Unterschied zwischen einem nach vorn gerichteten Augenmittelfeld und den peripheren Gebieten besteht auch bei ihnen und wird bei *Dasypogon* noch dadurch herausgehoben, daß das Mittelfeld im Gegensatz zu den heller pigmentierten Randommatidien ein dunkleres und dichteres Pigment besitzt. Die übrigen Gattungen jedoch führen im gesamten Auge gleichmäßig dasselbe Pigment, und zwar in einer etwas helleren Nuancierung, ähnlich dem in den peripheren Gebieten von *Dasypogon*.



Textfig. 10.

Neoitamus cyanurus. I, 4.

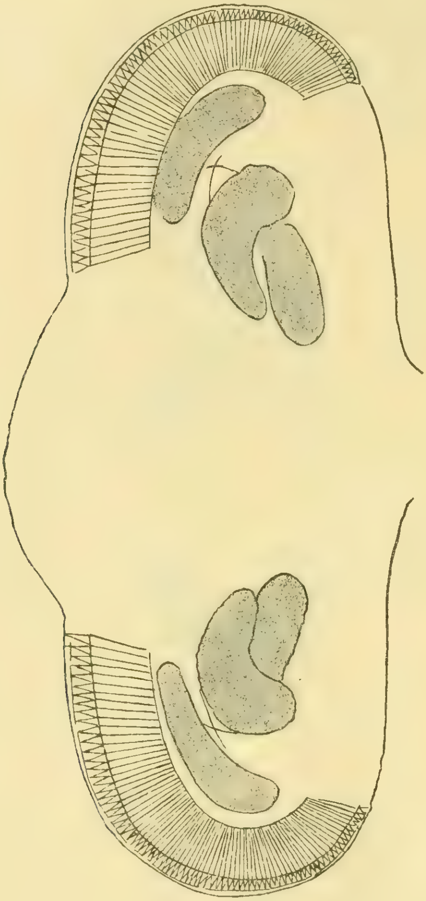


Textfig. 11.

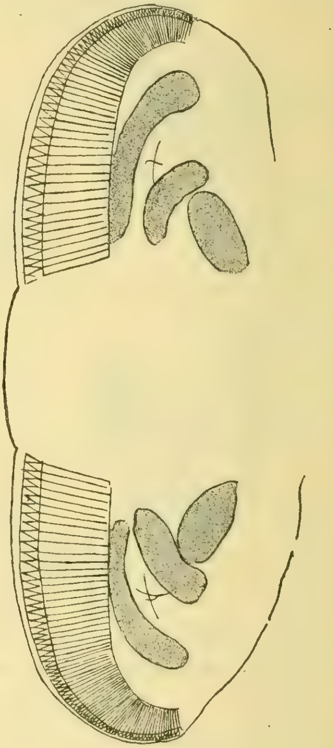
Dioctria oelandica. I, 4.

Fig. 10—13. Schematische Horizontalschnitte durch Asiliden-Köpfe, die angegebene Vergrößerung auf $^2/_3$ verkl.

Von *Laphria* unterscheiden sich alle diese Formen jedoch darin, daß ihr Augenmittelfeld sich nicht in dem Maße einer Ebene nähert, als dies bei jener der Fall ist. Der Krümmungsradius des horizontal durchschnittenen Auges nimmt vom Rande nach der Stirn nicht plötzlich, sondern allmählich zu. Eine fortschreitende Annäherung an die von *Laphria* (Textfig. 13) bekannten Verhältnisse bezeichnen die Gattungen: *Neoitamus*, *Dioctria* und *Dasypogon* (Textfig. 10—12). Die letztere steht in der Augenbildung der *Laphria* am nächsten, und es ist interessant, daß bei dieser Form auch das dunklere Pigment im Augenmittelfeld auftritt.



Textfig. 12.
Dasypogon teutonus. I, 4.



Textfig. 13.
Laphria flava. I, 1.

Ähnlich wie *Laphria* zeigen auch diese Asiliden in den verschiedenen Augengebieten abweichende Gestaltung des dioptrischen Apparates und verschiedene Konzentration der Rhabdomere, doch sind die Unterschiede bei weitem nicht so präzis ausgebildet; der Pseudoconus ist im Augenmittelfelde weder so groß und rigid, noch in den peripheren Teilen so weitgehend verkürzt wie bei *Laphria*, auch sind die Rhabdomere des Mittelfeldes weniger eng konzentriert. Auffällig ist die bedeutende Vergrößerung des Gesichtsfeldes dieser Raubfliegen, die dadurch erreicht wird, daß die äußersten Randommatidien geradezu nach rückwärts gerichtet sind, also im Vergleich zu denen der Augenmitte um 180° gedreht.

Es ist zweifelhaft, ob man die Augen der Asiliden zu den Doppelaugen im streng morphologischen Sinne rechnen darf. Bei *Laphria* könnte man nach der Ausbildung des dioptrischen Apparates und nach dem Vorkommen von Tracheen ein Dorsalauge von einem Ventralauge unterscheiden — zu dem letzteren würde das Augenmittelfeld mit gehören —, bei *Dasypogon* aber ist das Mittelfeld durch sein dunkleres Pigment als ein besonderes Gebilde markiert, während Dorsal- und Ventralpartie einander ähnlich sind. Ist es schon danach wenig wahrscheinlich, daß man es hier mit Doppelaugen im streng morphologischen Sinne zu tun hat, so wird jeder Zweifel endgültig beseitigt durch Umstände, die in dem Kapitel über die morphologische Beurteilung der Doppelaugen zur Sprache kommen werden. Dagegen bietet das Asilidenauge ein treffendes Beispiel dafür, wie aus einem ursprünglich einheitlichen Auge durch Differenzierung eines Teilgebietes ein zwar nicht morphologisch, aber anatomisch und — wie noch auszuführen sein wird — physiologisch und biologisch wohl unterschiedenes Doppelauge entstehen kann. Aus diesem Grunde hielt ich mich für berechtigt, die Asiliden an dieser Stelle anzuführen.

b. Cyclorrhapha.

Die bisher beschriebenen Formen gehören sämtlich zur großen Gruppe der Orthorrhapha. Die zahlreichen von mir untersuchten Cyclorrhapha, wie Musciden, Pipunculiden, Conopiden, Dolichopodiden, ließen keine Spur von einer Augenduplicität erkennen. Ich vermutete schon, daß dieses Phänomen auf die ersteren beschränkt sei, bis ich beim Durchmustern neugesammelten Materials auch einige Syrphiden mit Doppelaugen entdeckte. Es sind die Gattungen *Chilosia*, *Chrysogaster* und *Melanostoma*, und zwar immer nur deren Männchen.

Beide Augenteile sind ähnlich differenziert wie bei den Orthorrhapha: das Dorsalauge besitzt größere Facetten, längere Ommatidien, geringeres und helleres Pigment als das Ventralauge. Doch ist der

Unterschied bei weitem nicht so bedeutend als bei andern Formen. Am besten ist er noch ausgeprägt bei *Chrysogaster* (Taf. XXV, Fig. 52). Bei *Melanostoma* ist er schon sehr gering, nie aber gehen beide Teilaugen allmählich ineinander über, sondern das Ventralauge hebt sich immer mit scharfer Grenze durch sein kirschrotes Retinapigment vom gelblich pigmentierten Dorsalauge ab.

Ist bei den Empiden durch die Einkerbung des Augenumrisses an der Stirn ein Merkmal für die Abgrenzung der Doppelaugen gegeben, so besteht für die Syrphiden ein ähnliches äußeres Zeichen in einer leichten Einbuchtung am seitlichen Rande des Auges. Es erinnert in dieser Beziehung an *Anthrax* und *Ogcodes*, nur daß sich keine auf das Auge übergreifende Furche ausbildet. Nach diesem äußeren Merkmal schon darf man auch für die Männchen von *Bacha*, *Sericomyia*, *Syrphus*, *Chrysotoxum*, *Syritta*, *Melithreptus*, *Helophilus* u. a. Doppelaugen erwarten, und in der Tat findet man diese Vermutung bestätigt, nachdem der Blick einmal dafür geschärft ist. Allerdings ist der Unterschied der Teilaugen oft verschwindend gering, und die Differenzierung gibt sich hier nur in den ersten Stadien kund.

In bezug auf den feineren Bau der Ommatidien ist bei den Syrphiden nichts wesentlich Neues zu bemerken. Wie schon erwähnt, erreichen die Tracheen eine gewaltige Ausdehnung, so daß sie oft mehr Raum einnehmen, als die eigentlichen plasmatischen Teile. In der Nähe der Basalmembran treten sie in Verbindung mit einem großen Kerne (Taf. XXV, Fig. 53, 54*d*, *n.tr.*). Die beigefügten Querschnitte (Fig. 54) stammen von *Syrphus ribesii*, wo die Hauptpigmentzellen in ihrer gekrümmten Gestalt eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit den corneagenen Zellen der Ephemeriden und Kruster besitzen. Die Zahl der Retinulaelemente beträgt sieben, doch findet sich an der Basalmembran zwischen der ersten und zweiten Retinulazelle ebenfalls noch ein achter Kern (Fig. 54*d*).

Die bisherigen Darlegungen haben gezeigt, daß das Phänomen der Doppelaugen bei den Dipteren weit verbreitet ist. Ich habe es bei elf einheimischen Familien — ohne Einrechnung von *Blepharocera* und der Asiliden — angetroffen, also bei einem Drittel der von Schiner unterschiedenen 33 Familien der Fauna Austriaca. Meist ist die Augenduplicität ein Sexualcharakter der Männchen (bei zehn Familien), bei den räuberischen Empiden aber tritt sie in beiden Geschlechtern auf, ebenso bei der von Kellogg beschriebenen *Blepharocera capitata*. Der Grad ihrer Ausbildung ist sehr verschieden; von den geringsten, kaum wahrzunehmenden Spuren einer beginnenden Differenzierung an finden sie sich bis zu solchen Extremen hin, wie sie die Bibioniden, Simuliden und von den Empiden *Syneches muscarius* verkörpern — eine Tatsache, die für die weiteren Besprechungen wichtig sein wird.

III. Rudimentäre Augenanlagen.

Im Jahre 1900 (*b*) lenkte Rádl die Aufmerksamkeit darauf, daß im Laufe der postembryonalen Entwicklung mancher Insekten eine mehrfache Augenanlage teils gleichzeitig, teils nacheinander auftritt. 1906 führte er dann weiter aus, daß die *Corethra*-Larven an jeder Seite des Kopfes zwei zusammengesetzte Augen besitzen. Das eine davon gestalte sich jedoch nicht, wie Weismann (1886) annahm, zum Imagoauge aus, sondern beide Larvenaugen erhalten sich als Rudimente, während das Imagoauge als eine dritte Anlage neu entstehe. Auch für *Tipula oleracea* stellte Rádl ein solches Augenrudiment jederseits fest.

Zavřel vermochte bei einer größeren Zahl wasserbewohnender Dipterenlarven und -puppen dieselbe Erscheinung nachzuweisen (1907). So berichtet er über die Larve von *Anopheles*, daß an sehr jungen Exemplaren zunächst nur die becherförmigen »Nebenaugen« entwickelt seien und daß das »Hauptauge« erst später auftrete; auch bei Culicinen sei das »Nebenauge« bereits im Ei vorgebildet, während das »Hauptauge« erst am vierten Tage des Larvenstadiums erscheine. In einzelnen Fällen konstatierte er, ähnlich wie Rádl bei *Corethra*, auch eine dreifache Augenanlage, so u. a. für *Chironomus plumosus*, *Orthocladius* und *Simulium*, bei denen außer dem »Hauptauge« zwei Larvenaugen vorhanden sind.

Während meiner Untersuchungen fand ich solche Augenrudimente bei den Dipteren in ziemlicher Verbreitung, außer bei den bereits genannten Formen bei *Sciara* und *Psychoda*, ferner auch bei beiden Geschlechtern der Stratiomyiden, Tabaniden, Bibioniden, Simuliden und Leptiden, also bei Formen, deren Männchen Doppelaugen besitzen. Wie die Larven von *Simulium*, so zeigen auch die Imagines derselben außer dem Facettenauge zwei rudimentäre Anlagen, und zwar beide Geschlechter in völlig gleicher Weise. Sie liegen durchgehends ventral von den Imagoaugen, z. T. unmittelbar unter der Chitindecke des Körpers (*Chrysops*, Textfig. 5), meist aber weiter nach innen (Taf. XXII, Fig. 3, 4, 12, 13, Taf. XXIII, Fig. 27, 28 und Taf. XXIV, Fig. 34).

Von ihrem feineren Bau ist wenig zu erkennen, da sie von sehr geringer Ausdehnung sind und völlig von dunklem Pigment umkleidet werden. Doch geht aus einzelnen Schnitten hervor, daß sie aus stäbchenartigen Gebilden zusammengesetzt sind, die nach einem gemeinsamen Mittelpunkte konvergieren (vgl. *Chloromyia*, Taf. XXV, Fig. 55), ganz so, wie es die ZAVŘELschen Abbildungen für Larven von *Dixa* und *Ablabesmia* zeigen.

IV. Zur morphologischen Beurteilung der Doppelaugen.

Wie ausgeführt, sind Doppelaugen bei Dipteren überaus häufig. Wenn man ferner berücksichtigt, wie weit diese Erscheinung auch bei andern Arthropoden verbreitet ist, wird man RÁDL ohne Zweifel zustimmen, wenn er sagt: »Die große Verbreitung der Doppelaugen weist darauf hin, daß der Grund der Doppeläugigkeit tief in der Morphologie, sei es des Auges, sei es des Kopfes überhaupt, wurzelt« (1900a). Er nimmt an, daß die Seitenaugen der Arthropoden aus einer mehrfachen Augenanlage hervorgehen. So berichtet er in dem deutschen Referate über seine tschechische Schrift, die morphologische Bedeutung der Doppelaugen betreffend: »Acht Kapitel werden dem Beweise gewidmet, daß die Seitenaugen der Arthropoden immer eine doppelte Anlage aufweisen, welche auf verschiedene Art erkennbar ist: embryonal, indem in den ersten Stadien der Entwicklung das Auge deutlich doppelt angelegt wird (z. B. bei den Culicidenlarven); als zwei Augen oder zwei Gruppen von Augen jederseits am Kopfe (z. B. *Gyrinus* mit zwei Augen jederseits, *Asellus* mit zwei Augengruppen); bei den Arachniden als vorderes Medianauge (= die obere Anlage) und als zwei Nebenaugen (= die untere Augenanlage); als zwei verschiedenartig ausgebildete Augen jederseits am Kopfe, wobei das obere Auge regelmäßig weniger pigmentiert ist und aus größeren Ommatidien besteht (*Palaemon*, *Bythotrephes*, Ephemeridae usw.); als ein Auge mit verschiedenartig angedeuteter Verdoppelung (seitliche Einkerbungen in das Auge, nach oben oval verlängertes Auge u. ä.); es kann nur die eine Anlage entwickelt und die andre mehr oder weniger unterdrückt sein . . . .«

Indem RÁDL betont, »daß die Ursache der Doppeläugigkeit nur morphologischer Natur ist« (1900a), tritt er in bewußten Gegensatz zu CHUN, der die Entstehung der Doppelaugen bei Tiefseekrustern aus einem ursprünglich einheitlichen Auge herleitet und als Anpassung an die Lebensweise erklärt (1896). Dieses Prinzip wird auch von ZIMMER für die Ephemeriden (1897) und von MILTZ für die Polyphemiden in Anspruch genommen (1899).

Wie aus seinem Referate zu entnehmen ist, erblickt RÁDL die morphologische Grundlage der Doppelaugen in den oben erwähnten Augenanlagen. Sofern diese sich verschieden ausbilden, sollen sie die Entstehung von Doppelaugen bewirken; jedes Teilauge wäre demnach auf je eine dieser Anlagen zurückzuführen. Bei einheitlichen Facettenaugen seien entweder die ursprünglich verschiedenen Anlagen miteinander verschmolzen oder nur eine habe sich entfaltet, während die übrigen mehr oder weniger unterdrückt worden seien. Vorliegende Untersuchungen zeigen jedoch, daß die bei den Larven bereits vorhandenen Augenanlagen in die Bildung des Imagoauges nicht mit einbezogen werden, weder in den Fällen, wo das Facettenauge einheitlich bleibt (Tipuliden, Culiciden, Chironomiden, Mycetophiliden, Psychodiden), noch da, wo es sich zu Doppelaugen differenziert (Stratiomyiden, Tabaniden, Bibioniden, Simuliden, Leptiden).

Bestünde die Rádlsche Ansicht zu Recht, so wäre ferner zu erwarten, daß die Weibchen derjenigen Formen, bei denen die Doppelaugen ein Sexualcharakter der Männchen sind, als Homologon für das ihnen fehlende »accessorische« Teilauge eine rudimentäre Augenanlage mehr aufweisen müßten als ihre Männchen. Dies ist aber nie der Fall. Außerdem würde die Annahme einer Duplicität oder auch Triplicität des Arthropodenauges für *Simulium* nicht zutreffen, dessen Männchen außer dem Doppelauge zwei rudimentäre Augenanlagen besitzt; konsequenterweise wäre für diese Familie eine vierfache Augenanlage zu postulieren.

Wenn sich demnach auch die Rádlsche Hypothese als nicht zutreffend erweist, so scheint mir doch der von ihm berührte Gesichtspunkt noch nicht abgetan zu sein; denn es läßt sich eine ganze Reihe von Dipteren aufzählen, bei denen zwar eine durch die Konturen erkennbare Augenduplicität besteht, während die Teilaugen so übereinstimmend gebaut sind, daß von einer verschiedenen physiologischen und biologischen Bedeutung derselben nicht die Rede sein kann (z. B. *Anthrax*, *Rhamphomyia nigripes*, *Empis trigramma*, die Weibchen von *Empis borealis*, *livida*, *pennipes* u. a.). Eine Erklärung dieser Doppelaugen aus biologischen Motiven ist unmöglich, und es wird wahrscheinlich, daß ihnen irgendwelche historisch begründete morphologische Ursachen zugrunde liegen, nur sind diese offenbar nicht außerhalb des ursprünglich einheitlichen Facettenauges zu suchen, wie dies Rádl vermeint, sondern, wie im folgenden ausgeführt werden soll, innerhalb desselben.

In dem Kapitel, den allgemeinen Bau des pseudoconen Facettengliedes betreffend, wurde bereits ausgesprochen, daß die asymmetrisch gebauten Facettenglieder in bestimmter Weise orientiert sind, wie Textfig. 3 veranschaulicht. Dadurch markieren sich ein dorsaler und ventraler Abschnitt des einheitlichen Auges, beide spiegelbildlich gleich. 3). Dies ist bei sämtlichen Dipteren der Fall, wo die Prüfung dieser Frage möglich war, gleichviel ob sie Doppelaugen besitzen oder nicht, so bei Musciden (sehr geeignet ist *Calobata cibaria*), bei Syrphiden (*Chrysogaster*), Bombyliden (*Anthrax*), Asiliden (Fig. 46*b* zeigt das Grenzgebiet beider Teile von *Laphria*), bei Tabaniden, Stratiomyiden u. a. Dieser Befund gewinnt weiter dadurch an Interesse, daß bei den doppeläugigen Formen jedes Teilauge eine dieser beiden Augenpartien repräsentiert. Dies ist sehr leicht nachzuprüfen bei Empiden (*Bicellaria*) und Leptiden (*Chrysopilus*), auch bei Stratiomyiden und Tabaniden, schwieriger jedoch bei Bibioniden und Simuliden, bei denen im Ventralauge der asymmetrische Ommatidienbau weniger deutlich zu erkennen ist. Daß aber auch bei ihnen dieselben Verhältnisse bestehen, ist daraus zu erschließen, daß in der ganzen Erstreckung des Dorsalauges nur die eine Art der Orientierung, nämlich die der Dorsalpartie entsprechende, vertreten ist. Die Grenzlinie der beiden Augenpartien ist zugleich die Stelle, an welcher sich die häufig auftretenden Einbuchtungen in den äußeren Konturen des Auges finden, entweder in der Mediane (Empiden) oder an den Seiten (*Anthrax, Ogcodes,* Syrphiden).

Daraus ist zu erkennen, daß das Weibchenauge vieler Formen nicht etwa nur dem Ventralauge des Männchens entspricht, wie es z. B. bei Bibioniden und Simuliden ganz den Anschein erweckt, sondern daß es in seiner allerdings nicht differenzierten dorsalen Hälfte ein Homologon des fälschlich so genannten »accessorischen« Männchenauges aufweist. Die morphologische Grundlage der Doppelaugen der Dipteren ist also darin gegeben, daß das einfache Facettenauge aus zwei spiegelbildlich gleichen Hälften sich zusammensetzt; indem eine derselben in ihrer Ausbildung vom Normaltypus sich mehr und mehr entfernt, entsteht das Doppelauge. Eine Stufenfolge solch fortschreitender Differenzierung begegnet uns z. B. in der Familie der Empiden: *Ramphomyia nigripes*, *Empis tesselata*, *Ocydromia glabricula* (Fig. 35), *Empis borealis* ♂, *Bicellaria spuria* (Fig. 36), *Hybos fumipennis*, *Syneches muscarius* (Fig. 40). *Hilara maura* repräsentiert den selteneren Fall, daß die ventrale Partie differenziert ist, und zwar sind die ersten Anfänge davon beim Weibchen zu spüren, deutlicher ist es beim

Männchen ausgeprägt (Fig. 39), ebenso bei beiden Geschlechtern von *Tachydromia minuta*, bei den Männchen von *Hilara interstincta* und den Weibchen der kleinen, nicht näher bestimmten *Rhamphomyia*-Species. Der Ausgangspunkt der Doppelaugen der Dipteren ist also das einheitliche Facettenauge. Die oben angeführte Ansicht CHUNS findet demnach nach dieser Seite hin ihre Bestätigung. Welche Bedeutung der Lebensweise zuzuschreiben ist, wird in dem Kapitel über die biologische Bedeutung der Doppelaugen zu erörtern sein.

Es ist wahrscheinlich, daß auch die übrigen Vorkommen von Doppelaugen bei den Arthropoden auf derselben morphologischen Basis beruhen. Ebenso dürften die Erscheinungen darauf zurückzuführen sein, die RÁDL als nur angedeutete Doppelaugen betrachtet; nämlich die Fälle, wo

1) das Auge durch eine tiefe Furche in eine dorsale und ventrale Hälfte geteilt worden ist, wie bei *Ascalaphus* und *Squilla*,

2) an jeder Seite des Kopfes zwei völlig getrennte Augen, ein dorsales und ein ventrales, vorhanden sind, wie bei *Gyrinus* und bei *Tetrops*,

3) von den Seiten her eine horizontale Chitinleiste auf das Facettenauge übergreift, wie bei Cerambyciden, Bruchiden, Cleriden, bei *Lucanus*, *Geotrupes*, *Melolontha*, *Polyphylla* u. a.,

4) das Auge durch seitliche Einkerbungen nierenförmige Gestalt erhält, wie bei vielen Hymenopteren, bei *Sciara*, *Scatopse*, *Psychoda* u. a. Ferner berichtet ZAVŘEL über die Entwicklung des Imagoauges von Culiciden, daß dieses sich nicht auf einmal, sondern in zwei Partien anlegt. Desgleichen bildet er das im Entstehen begriffene Facettenauge einer *Orthocladius*-Larve (Chironomide) ab, dessen vordere Hälfte dunkler pigmentiert ist als die hintere. Ich vermute, daß sich darin ebenfalls die latente Duplicität des Facettenauges kund gibt.

Freilich erhebt sich nun die Frage, worin diese doppelte Anlage des einheitlichen Facettenauges begründet sein mag — ein Problem, dessen Lösung nur durch vergleichende entwicklungsgeschichtliche Studien zu erhoffen sein wird und auf dessen Erörterung darum hier verzichtet wird.

V. Über die morphologische Stellung des Pseudoconus.

GRENACHER (1879) gründete die Aufstellung des pseudoconen Typus darauf, daß zwischen Cornea und Kristallzellen eine weiche, halb oder ganz flüssige Substanz, ein Ausscheidungsprodukt der vier Kristallzellen, eingelagert sei, die, zusammengehalten durch trichterförmig gestaltete Hauptpigmentzellen, funktionell dem Kristallkegel zu vergleichen sei. Er trug jedoch Bedenken, den Begriff des Kristallkegels auf den Inhalt des Hohlraumes zwischen Facette und Kristallzellen zu übertragen. »Wo immer wir von ‚Kristallkegeln‘ sprechen, haben wir Gebilde im Auge, die, wenn auch oft äußerst weich und zerfließlich, sich durch den Besitz einer bestimmten gegebenen Form von einer beliebigen amorphen Flüssigkeit unterscheiden, und es gelingt uns durch Erhärtung immer, mehr oder weniger gut diese Form zu konservieren und zu bestimmen. Hier versagen aber alle solche Mittel ihre Dienste; es ist mir nie geglückt, in dieser Höhlung etwas einem Kristallkegel Ähnliches nachzuweisen, und es machte durchaus den Eindruck, als wäre sie mit einer Flüssigkeit gefüllt, die nur passiv durch die sie einschließenden Wände in Kegelform zusammengehalten wird.« Daher bezeichnete er diesen Teil des dioptrischen Apparates als Pseudoconus.

1886 jedoch kam Carrière durch seine Studien an *Bibio hortulanus* zu der Ansicht, daß der Pseudoconus als ein Teil der Cornea zu betrachten sei und daß infolgedessen der von Grenacher angenommene fundamentale Unterschied nicht bestehe. Vielmehr stellen beide Augen, das acone und das pseudocone, nur verschiedene Stufen der Ausbildung des aconen Auges dar.

Die Grenachersche Auffassung gründet sich auf die Verhältnisse, wie sie bei den von ihm untersuchten Dipteren zufällig ausgebildet sind, und diese lassen in der Tat kaum eine andre Deutung zu. Bei einer Ausdehnung der Studien auf eine größere Anzahl von Familien, wie sie im vorliegenden Falle geboten war, erweist sich der Pseudoconus indessen zum Teil in so charakteristischer und deutlicher Weise ausgebildet, daß es sich verlohnt, den in Frage stehenden Punkt einer erneuten Prüfung zu unterziehen.

Grenacher hatte bemerkt, daß der Pseudoconus aus einer weichen, halb oder ganz flüssigen Substanz bestehe, die sich in ihrer Form nicht konservieren lasse und die nur passiv durch die Wände der Hauptpigmentzellen zusammengehalten werde. Ihm war es unwahrscheinlich, daß diese »amorphe Flüssigkeit« im organischen Zusammenhange mit der parallel geschichteten starren Facette stehen könne, und zweifellos betrachtete er die verschiedene Rigidität als ein Hauptkriterium für die Unterscheidung der Facette vom Pseudoconus.

Durch die vorliegenden Untersuchungen wird jedoch eine größere Zahl von Fällen bekannt, wo der Pseudoconus zum Teil völlig unverändert in seiner Gestalt sich erhalten hat und sich von mindestens derselben Härte erweist als der innere Teil der Facette selbst (*Laphria*, Taf. XXV, Fig. 45) oder wo er, wie es meist der Fall ist, nur geringere Schrumpfungen aufweist. War es CARRIÈRE schon bei *Bibio* wahrscheinlich, daß der Pseudoconus ein Teil der Facette ist, so wird dies erst recht zur Gewißheit bei *Simulium* und *Chrysogaster* (Taf. XXIV, Fig. 30 u. Taf. XXV, Fig. 53), bei denen eine scharfe Grenze zwischen Facette und Pseudoconus gar nicht festzustellen ist, da die Fältelungen des einen Teiles kontinuierlich in dem andern sich fortsetzen.

Allerdings scheint für die GRENACHERsche Ansicht zu sprechen, daß in den meisten Fällen im Gegensatz zu *Simulium* eine deutliche Grenze zwischen Pseudoconus und Facette sich markiert, sofern sie ein verschiedenes mikrochemisches Verhalten offenbaren. Doch dem ist gegenüberzuhalten, daß die als eine Einheit betrachtete Facette ebenfalls aus mehreren scharf gesonderten Teilen sich zusammensetzt, aus einer dünnen Außenlamelle und einer intensiv gefärbten Innenpartie, an die sich bei *Bibio* z. B. noch die linsenartige Vorwölbung als dritter Bestandteil anschließt. Bei Färbungen mit Salzsäurekarmin und Pikrinsäure z. B. wird bei *Dilophus* die Außenlamelle gelb, die nach innen gelegenen Teile dagegen werden schwach rot. Ein ähnlicher Unterschied wie zwischen den einzelnen Teilen der Facette besteht auch zwischen dieser selbst und dem Pseudoconus. Wie man im ersteren Falle nicht ansteht, die Facette trotzdem als eine Einheit zu betrachten, so darf man auch im letzteren noch keinen Beweis dafür erblicken, daß Facette und Pseudoconus wesensverschieden seien. Die verschiedenartige Tinktion ist offenbar nur als ein Zeichen für die verschiedene Konsistenz der in Frage kommenden Teile zu betrachten; die äußere Lamelle der Facetten ist härter, die nach innen anschließenden Teile dagegen werden immer weicher. Nähert sich der Pseudoconus von *Laphria* in seiner Beschaffenheit der harten widerstandsfähigen Facette, so zeigt oft auch die innere Schicht der Facette eine Ähnlichkeit mit dem Pseudoconus. Bei *Chrysogaster* z. B. (Taf. XXV, Fig. 53) ist der innere Teil der Facette offenbar von sehr geringer Härte und infolgedessen ebenfalls gezerrt und gefältelt wie der Pseudoconus und ebenso intensiv gefärbt. Wie bereits angeführt, trifft dies auch bei *Simulium* zu. In beiden Fällen ist schwer zu sagen, wo man eine Grenze zwischen Facette und Pseudoconus annehmen soll.

Des weiteren könnte jedoch die Tatsache für GRENACHER ins Feld geführt werden, daß der Pseudoconus durch Zerrungen beim Schneiden sich in meist scharfer Abgrenzung von der Facette loslöst und innerhalb des Bechers der Hauptpigmentzellen im Zusammenhange mit den vier Kristallzellen gelegen bleibt. Es ist jedoch zu bedenken, daß die Zerrungen meist seitliche Verschiebungen der sehr harten Cornea im Gefolge haben, wodurch es leicht zu erklären ist, daß eher eine Loslösung an der Grenzlinie der verschieden dichten Substanzen geschieht, als daß der Pseudoconus, der wie ein Zapfen allseitig fest im Paraffin eingekeilt ist, seine Umgebung zerreißen könnte. Doch besitze ich auch Präparate, z. B. von *Tabanus montanus*, bei denen der Pseudoconus im Zusammenhang mit der Facette geblieben ist und dafür die Verbindung mit den Kristallzellen aufgegeben hat. Im besonderen ist es aber wieder *Simulium*, wo der Zusammenhang zwischen Cornea und Pseudoconus sich dadurch dokumentiert, daß nie eine Trennung der beiden stattgefunden hat; höchstens ist infolge der Dehnungen eine Faltenbildung eingetreten und schließlich eine Lostrennung des gesamten dioptrischen Apparates von der Retina.

Bereits CARRIÈRE weist darauf hin, daß man auf Grund der GRENACHERschen Ansicht, daß der Pseudoconus von den vier Kristallzellen ausgeschieden wird, erwarten müßte, auf Querschnitten eine Andeutung von einer Vierteiligkeit wahrzunehmen. Ebenso wie er, vermochte auch ich jedoch nie eine Spur davon zu erkennen, auch nicht bei so günstigen Objekten wie *Laphria*. Wohl tritt am geschrumpften Pseudoconus hin und wieder eine viermalige Einbuchtung auf, doch ebenso häufig auch eine drei- oder fünffache, so daß diese Erscheinung als ein Produkt des Zufalles zu deuten ist.

Nach alledem schließe ich mich der Ansicht CARRIÈRES an, daß der Pseudoconus als eine zapfenartige Vorwölbung der Cornea zu betrachten ist, ganz entsprechend dem Processus corneae, wie er für eine Anzahl von Käfern festgestellt worden ist (KIRCHHOFFER 1907). Das pseudocone Auge ist demnach, wie CARRIÈRE schon betont, lediglich eine besondere Stufe der Ausbildung des aconen Auges.

Auch erscheint es mir zweifelhaft, daß der Pseudoconus von den vier Kristallzellen ausgeschieden wird, wie GRENACHER angibt. Bei Krustern vermochte CHUN (1896) in jedem Facettengliede zwei besondere corneagene Zellen nachzuweisen, desgleichen ZIMMER (1897) bei den Ephemeriden, deren Homologa bei den Dipteren nach den Ausführungen HESSES (1901) in den beiden Hauptpigmentzellen zu erblicken sind. Es ist unwahrscheinlich, daß bei den Fliegen die Facetten von ganz andern Zellen gebildet werden sollten als bei andern Insekten und bei Krustern, vielmehr werden die Homologa der corneagenen Zellen, die Hauptpigmentzellen, sowohl den Facetten, als auch dem Processus corneae, dem Pseudoconus, den Ursprung geben und danach erst zu Pigmentzellen sich weiter differenzieren. Aus WEISMANNS (1864) Beschreibung der Entwicklung des Fliegenauges, nach der die Facette aus einer Zelle entstehen soll, ist nichts Sicheres darüber zu entnehmen. Auf Querschnitten von *Syrphus ribesii* (Taf. XXV, Fig. 54*a*), einem wahrscheinlich frisch geschlüpften Tiere, erinnern die Hauptpigmentzellen ganz an die eigenartig gekrümmte Form der corneagenen Zellen, und zwischen beiden tritt quer verlaufend eine dunklere Linie auf, die als die Grenze zu betrachten sein dürfte, bis zu welcher hin das Gebiet sich erstreckt, welches jede der beiden Zellen zu bilden hat.

Wie im vorhergehenden dargetan, besteht zwischen pseudoconen und aconen Augen kein wesentlicher Unterschied, und daß auch die Kluft zwischen diesen und den euconen Augen nicht unüberbrückbar ist, erweisen die Bibioniden (Taf. XXIII, Fig. 21), bei denen man tatsächlich im Zweifel sein kann, ob man die vier Kristallzellen noch als solche auffassen oder ihnen bereits die Bildung eines echten Kristallkegels zuschreiben soll, wie dies HESSE z. B. tut (1908).

Wenn bei genauerer Prüfung demnach auch die unterscheidenden Grenzen zwischen den von GRENACHER aufgestellten drei Typen von Facettenaugen fallen, so erweisen sich diese in ihrer Ausbildung und Verbreitung doch so charakteristisch, daß es berechtigt sein dürfte, auch ferner ihre Unterscheidung beizubehalten, nur darf man zwischen ihnen keine wesentlichen Unterschiede erblicken wollen.

VI. Über die Zahl der Sehzellen.

Durch die neueren Untersuchungen mehren sich die Fälle, in denen die Retinula als ursprünglich achtteilig erkannt wird, obgleich nur eine geringere Zahl von Retinulazellen und Rhabdomeren ausgebildet ist. HESSE (1908) schreibt hierüber: »Acht Sehzellen kommen regelmäßig bei den Hymenopteren vor und begegnen uns auch bei *Cicada* (Grenacher); außerdem finde ich diese Zahl bei *Apus*, wobei allerdings eine Anzahl dieser Zellen rudimentär sind. Bei manchen Insekten findet sich eine achte Sehzelle in besonderer Lage, so bei *Dytiscus* am proximalsten Ende des Facettengliedes, ähnlich bei *Phryganea*; bei *Ascalaphus* liegt der Kern derselben am distalen Ende des Rhabdoms, während die sieben andern Sehzellkerne dem Kristallkegel naheliegen. Vielleicht ist auch der große Kern, der sich bei Schwärmern und Eulen regelmäßig proximal vom Rhabdom findet, den übrigen Sehzellkernen homolog. Das genau vierkantige Rhabdom der Decapoden deutet auch auf ursprüngliche Acht- und nicht Siebenzahl der Sehzellen.

Weiteres Suchen bringt vielleicht noch mehr Anhaltspunkte dafür, daß die Achtzahl der Sehzellen die ursprüngliche ist, die Siebenzahl auf einer Reduktion beruht.« Unterdessen sind die Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer von KIRCHHOFFER (1907) erschienen, in denen festgestellt wird: »Die Retinula besteht aus acht Sehzellen. Von den dazugehörigen Kernen liegen sieben im distalen Teile der Retinula, während der achte in die Tiefe gesunken ist.« In gleicher Weise vermochte ich den Nachweis einer ursprünglich achtteiligen Retinula auch für die Dipteren zu erbringen.

HESSE (1908) erhebt die Frage, weshalb überhaupt mehrere Sehzellen vorhanden sind, während doch eine einzige für die Aufnahme des einheitlichen Reizes genügen könnte. Er hält es zunächst für wahrscheinlich, »daß die Vielzahl historisch begründet ist in der Herkunft des Facettengliedes von einem Linsenocell, in dem diese Zahl von Sehzellen in weniger gedrängter Anordnung vorhanden war und ein Richtungssehen und vielleicht auch Bewegungssehen ermöglichte«. Weiter zieht er auch ihre physiologische Bedeutung in Betracht: »Wegen der geringen Ausdehnung der lichteinlassenden Oberfläche ist das Facettenglied sehr wenig lichtstark; der Reizerfolg wird dann wohl durch die größere Zahl reizaufnehmender Zellen gesteigert.« Schließlich hält er es auch für möglich, »daß die Sehzellen nicht alle die gleiche specifische Energie besitzen, sondern auf Licht von verschiedener Wellenlänge abgestimmt sind.«

Auch WEISMANN (1895) suchte bereits eine Erklärung der konstanten Vielzahl der percipierenden Elemente zu geben. Er war bestrebt, das rätselhafte Orientierungsvermögen mancher Insekten zu erklären, und er führt es darauf zurück, daß ihre Sehschärfe so vollkommen sei, daß sie ausreichen würde, »um eine bekannte Gegend wieder zu erkennen schon in einer Entfernung eines Kilometers«. WEISMANN gibt zu, daß auf dem Boden der MÜLLERschen Theorie des musivischen Sehens, nach der die sieben bzw. acht Retinulaelemente eines Facettengliedes als eine Einheit wirken, die von ihm postulierte Sehschärfe nicht möglich sei. Jedoch »der Forderung einer größeren Sehschärfe wäre genügt, wenn jedes Einzelauge nicht bloß einen Punkt, sondern mehrere Punkte des aufrechten Bildes sähe, das durch den Kristallkegel entworfen wird. — Wenn jedes Einzelauge auch nur vier, fünf oder sieben einzelne Punkte unterscheiden könnte, ... so würde sich die Sehschärfe vervier- bis versiebenfachen.« Darum nimmt er an, daß jedes einzelne Rhabdomer als ein für sich bestehendes Individuum unabhängig von den andern eine specifische Reizung erleide. Dies wird ihm noch wahrscheinlicher durch die Tatsache, daß zu jedem Einzelauge nicht nur eine einzige, sondern mehrere Nervenfasern ziehen.

Indessen dürfte WEISMANN zurzeit wohl vereinzelt stehen in der Ansicht, daß der Kristallkegel ein aufrechtes Bild entwerfe, nachdem EXNER (1891) gezeigt, daß dessen Wirkung im wesentlichen der eines Achsencylinders mit einfacher bzw. doppelter Brennweite gleichkomme. Auch hat in neuester Zeit W. WAGNER (1906) in seinen psychobiologischen Untersuchungen an Hummeln dargetan, daß die Sphäre des deutlichen Sehens nur 1,75 m, die des Unterscheidens nur 10 m weit reiche und daß über diese Entfernung hinaus die Tiere demnach nicht vom Gesichtssinne geleitet werden können, sondern, wie er meint, von dem bisher noch rätselhaften »Richtungssinne«.

Ist schon die Vielzahl der percipierenden Elemente ein interessantes Problem, so erst recht die Tatsache, daß ihre ursprüngliche Achtzahl zur Sieben- bzw. Sechszahl reduziert worden ist. Auf Grund der Annahme, daß ein Rhabdomer qualitativ den andern völlig gleiche, ist dieses Verhalten einfach unerklärbar. Denn der Reizerfolg wird, wie HESSE (1908) ausführt, durch die größere Zahl reizaufnehmender Zellen gesteigert, und es wäre darum absurd, wenn im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine oder zwei derselben rückgebildet werden. Dagegen scheint eine Erklärung dieser Reduktion eher möglich zu sein, wenn wir von der Grundlage WEISMANNS ausgehen, daß jedes Rhabdomer als ein für sich bestehendes Individuum funktioniert, in dem Sinne jedoch, daß die Sehzellen nicht alle die gleiche specifische Energie besitzen, sondern auf Licht von verschiedener Wellenlänge abgestimmt sind (vgl. HESSE 1908).

Zwar sind wir »nicht imstande, einer Sehzelle anzusehen, ob sie für Ätherwellen von bestimmter Länge spezialisiert ist« (HESSE 1908), aber ich glaube, wenigstens einigermaßen wahrscheinlich machen zu können, daß es sich so verhält. Aus der eigenartigen asymmetrischen Anordnung der Rhabdomere ist zu ersehen, daß jede Retinulazelle gegenüber ihren Schwesterzellen ganz bestimmt orientiert und daß die rudimentär gewordene achte Zelle innerhalb der gesamten Dipterenreihe immer dieselbe ist, die nämlich, die sich zwischen die mit 1 und 2 bezeichneten einschiebt. Weiter erscheint auch der Umstand wichtig, auf den auch WEISMANN hinweist, daß jede Retinulazelle sich in einen ihr eigentümlichen Nervenfaden fortsetzt, der sich bis in das äußere Ganglion getrennt verfolgen läßt, wo er, wie bei *Simulium* zu erkennen ist, zu ganz bestimmten Ganglienfasern in Beziehung tritt. Bei der Stubenfliege wird dies, wie noch auszuführen sein wird, dadurch erreicht, daß die Fasern eines Ommatidiums sich zerstreuen und in regelmäßiger Weise auf verschiedene Gruppen des äußeren Ganglions, die sogenannten »Nervenknoten«, sich verteilen (Taf. XXV, Fig. 60). Morphologisch erweist sich also jede Retinulazelle nach ihrer Orientierung, wie in bezug auf den ihr entsprechenden Nerv als ein Individuum. Der Schluß liegt nahe, daß sie es auch physiologisch ist. Trifft diese Annahme zu, dann gerät, falls eine Retinulazelle sich rückbildet, nicht ein Photoreceptor als solcher in Verlust, wie es die übrigen auch sind, sondern nur dieses eine specifisch wirkende Individuum.

Wie bereits dargetan, wird es immer mehr zur Gewißheit, daß die ursprüngliche Anlage einer Retinula aus acht Sehzellen bestanden habe — eine Zahl, die von entwicklungsmechanischen Gesichtspunkten aus sehr leicht zu begreifen ist, da es naheliegt, daß durch eine dreimalige Zweiteilung von einer Urzelle aus eine achtteilige Retinula gebildet wurde. Auch bemerkt Weismann (1864) über die Entwicklung des Fliegenauges: »In der Zahl der Kerne oder Zellen, welche den Nervenstab (d. i. Retinula) zusammensetzen, scheinen Verschiedenheiten vorzukommen. Ich fand bei *Musca* in der kolbigen Anschwellung desselben regelmäßig 2 × 4 Kerne.«

Als den primitivsten Zustand des Sehens betrachtet man den, der nur ausreicht, verschiedene Lichtquantitäten zu unterscheiden; mit dieser Fähigkeit verbindet sich eventuell die des Richtungssehens. Diese niedrigste Stufe der physiologischen Leistung darf man auch für das achtzählige Urommatidium in Anspruch nehmen. Wie nun aber in der Tierreihe eine allmähliche Vervollkommnung des Apparates und seiner Leistungen stattfindet, so wird auch im Urommatidium eine Differenzierung der morphologischen Grundlagen und der physiologischen Vorgänge möglich gewesen und tatsächlich auch eingetreten sein. Und da es für eine Anzahl von Insekten erwiesen ist, daß sie Farben zu unterscheiden vermögen, so liegt wohl kaum ein andrer Schluß näher als der, daß die Differenzierung nach der Richtung hin Platz gegriffen hat, daß jedes Rhabdomer für Ätherwellen von bestimmter Länge sich spezialisiert hat.

Es dürfte naiv sein, wollte man in Anbetracht der Tatsache, daß der Mensch sieben Lichtarten wahrnimmt, diese Fähigkeit ohne jede weitere Analyse auch den Arthropoden zuschreiben und damit die weitverbreitete Siebenzahl der Retinulaelemente in Zusammenhang bringen. A priori ist es sehr wohl möglich, daß andre Organismen von ganz andern Schwingungen des Lichtäthers affiziert werden, für die wir gar kein Organ besitzen. Neuerdings jedoch erbrachte C. HESS (1908) durch sinnreiche Versuche mit Tag- und Nachtvögeln den Beweis, daß diese Tiere dieselben Farben unterscheiden wie wir und daß nur nach der Grenze des kurzwelligen Lichtes hin ihre Empfänglichkeit abzunehmen scheint, was jedoch in dem besonderen Falle mit der erstaunlichen Hell- und Dunkeladaptionsfähigkeit dieser Vögel in ursächlichem Zusammenhange stehen dürfte. Ihr lichtempfindliches Protoplasma ist also auf Wahrnehmung von Ätherschwingungen in ungefähr denselben Grenzen der Wellenlänge wie das unsre eingerichtet und unterscheidet ebensoviel verschiedene Farben. Was für sie gilt, dürfte im allgemeinen auch für andre Organismen zutreffen, soweit sie unter gleichen Lichtbedingungen leben. Denn wenn es für unser Protoplasma, wie für das der Vögel, möglich und zweckmäßig war, auf Ätherschwingungen nur innerhalb bestimmter Grenzen zu reagieren und sich auf die Unterscheidung von sieben Lichtarten zu spezialisieren, so wird ihm verwandtes Plasma unter denselben äußeren Bedingungen sich schwerlich anders verhalten haben. Man darf annehmen, daß in ihnen von Anfang an dieselben Potenzen gelegen haben, und es ist schwer vorzustellen, daß gleiche äußere Bedingungen verschiedene Potenzen ausgelöst haben sollten. Deshalb ist es mir wahrscheinlich, daß Organismen, die unter gleichen Lichtverhältnissen existieren wie wir, das Licht auch in ungefähr denselben Grenzen der Wellenlänge wahrnehmen und, sofern sie überhaupt dahingehend spezialisiert sind, innerhalb dieses Spektrums auch annähernd dieselbe Zahl differenter Lichtarten unterscheiden. Diese Erwägungen mögen es rechtfertigen, die weitverbreitete Siebenzahl der Rhabdomere dahin zu deuten, daß jedes Rhabdomer eine besondere Lichtart, ein Ommatidium also sieben Farben wahrnimmt.

Auf Grund dieser Annahme bereitet es keine Schwierigkeit, die Rückbildung der achten bzw. auch der siebenten Sehzelle zu verstehen, da es in diesen Fällen ohne positiven Nutzen gewesen sein mag, sich auf die Wahrnehmung einer noch weiteren Lichtqualität zu spezialisieren, als die Zahl der funktionierenden Rhabdomere angibt. Daß aber unter den Arthropoden, die eine gleichmäßige Ausbildung der acht Sehzellen aufweisen, die Schmetterlinge und Bienen sich befinden, bei denen das Farbenunterscheidungsvermögen ausschlaggebend für die Existenz des Tieres werden kann, dürfte vielleicht kein Zufall sein. Wenn ferner die Meinung LOEBS und BECHTEREWS zu Recht besteht, daß die Nerven bloße Verbindungsbahnen behufs besserer

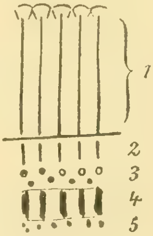
Leitung sind, ohne daß in ihrem Verlauf irgendwelche qualitative Beeinflussung des zu leitenden Reizes stattfindet, so muß die qualitative Differenzierung der physiologischen Vorgänge bereits von dem Endapparate des Nerven, in diesem Falle also von den Rhabdomeren, sich herleiten. So sagt BECHTEREW (1899): »Die Elemente des Nervensystems stellen sich ihren wesentlichen Eigenschaften nach überall als gleichartige Gebilde dar. Im übrigen vermag ich an den Elementen des Centralnervensystems keine weiteren Besonderheiten wahrzunehmen, insbesondere nicht solche, die als qualitative Differenzen den psychischen Erscheinungen entsprechend anzusehen wären . . . . . Wenn sich aber dem ungeachtet die aufgenommenen Eindrücke qualitativ voneinander unterscheiden, so müssen hierfür augenscheinlich die zur Aufnahme der Reize bestimmten peripheren Apparate verantwortlich gemacht werden.« Selbstverständlich ist dieses auch in dem Sinne möglich, daß ein und dasselbe Endorgan je nach dem wechselnden Reize in einen verschiedenen Zustand versetzt wird, durch den die Nervenerregung und Leitung von Fall zu Fall wechselnd specifisch bestimmt wird. Dann dürfte es jedoch absolut unverständlich sein, zu welchem Zweck einmal eine Reduktion der Retinulaelemente eingetreten ist, und sodann, wozu eine gesetzmäßige Auflösung und Verteilung derselben innerhalb des äußeren Ganglions stattfindet, die doch kaum einen Sinn haben könnte, wenn die physiologischen Vorgänge in ihnen specifisch gleiche wären.

Des weiteren verhehle ich mir jedoch nicht, daß der oben ausgesprochenen Annahme auch mancherlei Schwierigkeiten gegenüberstehen, z. B. der Umstand, daß ausgesprochene Tiefseekruster noch die Siebenzahl der Elemente behauptet haben (*Stylocheiron*), während umgekehrt Kruster aus geringeren Tiefen eine Reduktion ihrer Retinulazellen auf fünf erfahren haben (*Branchipus*, Polyphemiden). Demgegenüber ist jedoch zu bedenken, daß diese Tiere unter ganz andern, eigenartigen Lichtbedingungen stehen. Auch dürfen wir, die wir mit allmählichen Anpassungen rechnen, die in unermeßlichen Zeiträumen geschehen sind, von den Organismen, wie sie zurzeit sich darbieten, wohl kaum beanspruchen, daß sie nach jeder Richtung hin schon am Ende ihrer zweckmäßigen Anpassungen stehen, sondern daß neben dem vielen Zweckmäßigen sich noch manches finden mag, was in die zurzeit gegebenen Bedingungen nicht mehr, oder wenn man will, noch nicht widerspruchslos sich eingliedert.

VII. Das äußere Opticusganglion.

Das unter der Basalmembran sich erstreckende äußere Opticusganglion ist in normalen Verhältnissen ein einheitliches Gebilde. Mit der Differenzierung der Doppelaugen jedoch erfolgt eine allmähliche Spaltung desselben in zwei gesonderte Partien, die je einem Teilauge entsprechen. Aber nur in den wenigsten Fällen ist die Trennung komplett, vielmehr liegt meist nur eine partielle Teilung durch eine mehr oder weniger weit reichende Einschnürung zwischen beiden Ganglienpartien vor. Dieses ist der Fall z. B. bei den Empiden, bei denen das Ganglion nur in der Mediane getrennt ist, der Umrißlinie des Gesamtauges entsprechend. Der dargestellte Sagittalschnitt von *Bicellaria* (Taf. XXIV, Fig. 36) ist also so zu verstehen, daß die beiden Teile des äußeren Ganglions in mehr lateral gelegenen Gebieten miteinander verschmelzen. Ähnliche Verhältnisse bestehen für die Thereviden und Leptiden (Taf. XXIV, Fig. 34). Bei *Mikrochrysa* (Taf. XXII, Fig. 3) indessen ist die Teilung beinahe vollständig, und es besteht nur noch eine geringe Verbindung zwischen beiden Partien. Eine völlige Trennung, wie sie auch anderwärts bei doppeläugigen Arthropoden, z. B. bei *Squilla mantis*, vorhanden ist, erfolgt bei den Bibioniden und Simuliden (Taf. XXIII, Fig. 24, 28).

Noch wenig befriedigende Kenntnis besitzen wir über den feineren Bau dieses Ganglions. Dies ist begründet in seiner äußerst subtilen Struktur, in dem engen Zusammenschluß einer verwirrenden Menge gleichartiger Elemente von geringsten Dimensionen, deren gegenseitige Beziehungen äußerst schwer festzustellen sind. Die Meinungen schwanken, ob es als Opticusganglion von der percipierenden »Sehstabschicht«, dem Facettenauge im engeren Sinne, zu trennen oder ob es zur Retina zu rechnen sei. Die letztere Auffassung vertreten Berger (1878), Claus, Lowne (1884), und in neuerer Zeit schließt sich ihr Rádl an; entgegengesetzter Ansicht ist Haller (1904). Berger unterscheidet fünf Schichten der Retina, die durch das beigegebene Schema (Textfig. 14) veranschaulicht sein mögen: 1) Sehstabschicht (= Facettenglieder bis zur Basalmembran), 2) Nervenbündelschicht, 3) Körnerschicht, 4) Molekularschicht, 5) Ganglienzellenschicht. Bergers Befunde wurden durch weitere Forschungen vervollständigt. So stellte Lowne zunächst fest, daß die vierte oder Molekularschicht



Textfig. 14.

aus Stäbchen bestehe, die gewöhnlich zu Bündeln angeordnet seien, welche je einem Facettenglied entsprechen. Rádl (1900 a) zeigte, daß bei *Homarus* die Körnerschicht sich zusammensetzt aus a. oberen Neurogliazellen, b. Zellen mit langen horizontalen Fortsätzen und c. inneren Neurogliazellen. Weiter legte er dar, daß von den letzteren feinste Fortsätze nach der vierten Schicht hin ausgehen, die sich dort netzartig verflechten und ein Neurogliagerüst, wahrscheinlich zur Stütze, bilden. In dieser Schicht der »Punktsubstanz«, wie er sie bezeichnet, differenzieren sich die »Nervenknoten« (= »Stäbchenbündel« Lownes), die in ihrer Zahl mit den Ommatidien übereinstimmen und dadurch entstehen, daß die Neurogliafasern ein dichtes Geflecht um die palisadenartig geordneten Nervenfibrillen bilden. Proximal von der Schicht der Punktsubstanz stellte er noch Zellen mit horizontalen Fortsätzen fest, auf die dann die »unteren Neurogliazellen« als die fünfte oder Ganglienzellenschicht Bergers folgen.

Über den Verlauf der Nerven äußert Rádl sich dahingehend, daß nach dem Durchgange durch die Basalmembran sich zunächst »die sieben Fasern aus einem Ommatidium, dann auch die Nervenfasern, welche aus benachbarten Ommatidien kommen, in ein größeres Bündel« vereinigen. »In dem ersten Ganglion werden die Nervenfaserbündel aufgelöst, und zwar so, daß nicht nur einzelne Nervenfasern ihren gesonderten Lauf einnehmen, sondern auch die zersplittern sich zuerst in ihre Nervenfibrillen, und erst diese laufen durch das Ganglion.« Des genaueren konstatierte er bei *Squilla*: »Einige (Fibrillen) dringen geraden Weges in den nächsten Knoten, die andern machen zuerst eine Biegung und gelangen dann in die seitlichen Knoten. — Es gibt in dem Ganglion keine Stelle, wo die leitenden Fibrillen etwa endigen würden oder wo benachbarte Fibrillen auf irgend eine Art aufeinander wirken könnten. Eine jede Fibrille läuft entweder geraden Weges oder unter einer Krümmung durch das Ganglion; geschieht die Leitung nur innerhalb der Fibrille, so kann dem Ganglion keine aktive physiologische Rolle zugeschrieben werden.« — Haller (1904) stellt bei *Eristalis* und *Musca* den vom inneren Ganglion aus distalwärts gerichteten Verlauf der Nerven so dar, daß die Nervenfaser beim Eintritt in das äußere Ganglion sich verdickt und danach, in der Höhe der »schütteren Zellenlage« sich wieder verdünnend, in eine dort lagernde Ganglienzelle übergeht, deren peripherer Fortsatz in die Sehschicht eintritt. Falls diese Faser aber schon proximal von der Palisadenschicht mit einer Ganglienzelle in Verbindung tritt, verläuft sie nach dem Passieren der »Faserschicht« direkt zum Ommatidium, ohne nochmals mit einer Ganglienzelle sich verbunden zu haben.

Aus dem bisher Referierten sei als wesentlich hervorgehoben:

1) Unter der Basalmembran findet sich ein Lager von Zellkernen. Rádl deutet sie als Neurogliazellen; Haller läßt die Nervenfasern mit ihnen in Verbindung treten.

2) Innerhalb der Punktsubstanz differenzieren sich die »Nervenknoten«, indem die Neuroglia ein dichtes Netz um die Nervenfibrillen bildet (Rádl).

3) Die Nerven, bzw. Fibrillen, verlaufen vom Ommatidium geraden Weges oder unter einer Krümmung zum äußeren Ganglion und durch die Nervenknoten hindurch zum inneren Ganglion. Bei *Squilla* verteilen sich die Fasern eines Ommatidiums auf verschiedene »Nervenknoten«.

Soweit die von mir angewandten einfachen Methoden es zuließen, habe ich versucht, ein weiteres zur Klärung des Baues dieses Ganglions beizutragen. Bei *Simulium* besteht ein Unterschied zwischen »Retinulafasern« und »Ganglienfasern«; nur die letzteren verlaufen nach dem inneren Ganglion, während die »Retinulafasern« am proximalen Rhabdomende blind endigen. Bei den übrigen Dipterenfamilien liegen diese Verhältnisse bei weitem nicht so klar. Im besonderen ist es äußerst schwierig, mit Sicherheit eine Nervenfaser von der Retinula aus bis in das Ganglion herein zu verfolgen, da innerhalb der Körnerschicht ein wirres Durcheinander von Fäden und Kernen jede Übersicht unmöglich macht. Doch bieten sich wieder klare Bilder dar auf Querschnitten durch die Punktsubstanz oder Molekularschicht. Und zwar heben sich darin deutlich die vielfach kreisrunden bis sechseckigen »Nervenknoten« ab. Diese sind dadurch charakterisiert, daß innerhalb derselben in durchgehender Regelmäßigkeit eine bestimmte Anzahl heller Stränge verläuft, bei Asiliden zwei, Bibioniden vier, Syrphiden zwei, *Chrysops* zwei. Am längsgeschnittenen Ganglion (Taf. XXV, Fig. 56) ist nun hier und da, in einzelnen Fällen aber mit unzweifelhafter Klarheit, zu erkennen, daß diese hellen Fasern mit einem Kerne der Körnerschicht in ganz ähnlicher Weise in Beziehung treten wie bei *Simulium*. Die Vermutung liegt nahe, daß diese hellen Fasern den »Ganglienfasern« von *Simulium* homolog sind. Wenn dies der Fall ist, dann ist zu erwarten, daß neben ihnen auch noch die »Retinulafasern« nachzuweisen sind. Diese Vermutung fand durch geeignete Objekte ihre Bestätigung; ich vermochte sie wenig deutlich bei Asiliden, besser bei Bibioniden (Taf. XXV, Fig. 57), sehr gut bei

Chrysops (Taf. XXV, Fig. 58) und bei *Syrphus ribesii* festzustellen (Taf. XXV, Fig. 59).

Wie bei den Simuliden, so zeigt sich auch hier ein Unterschied der beiderlei Fasern in ihrem mikrochemischen Verhalten, sofern die »Retinulafasern« viel schwächer gefärbt sind, oft so schwach, daß sie zunächst ganz übersehen werden. Bei *Syrphus* (Fig. 59) ist dieser Unterschied im distalen Teile des Ganglions kaum zu bemerken, weiter proximal jedoch tritt er immer deutlicher hervor, bis schließlich die »Retinulafasern« überhaupt nicht mehr nachzuweisen sind. Desto heller und kräftiger jedoch heben sich die »Ganglienfasern« ab, die nach dem inneren Ganglion sich weiter fortsetzen. Und zwar sind regelmäßig zwei derselben innerhalb der sechs bzw. sieben »Retinulafasern« gelegen, während eine oder, wie es hin und wieder erscheint, auch zwei derselben unmittelbar nebeneinander in regelmäßiger Weise an der Peripherie orientiert sind. Bei Bibioniden (Fig. 57) dagegen heben sich ganz deutlich vier solch heller Stränge innerhalb jedes Nervenknotens hervor. Die Zahl der »Ganglienfasern« und ihre Orientierung scheint also bei verschiedenen Familien verschieden zu sein, doch ist sie innerhalb eines Auges durchgehends gleich. Eine ähnliche gesetzmäßige Verbindung zwischen den beiderlei Fasern wie bei *Simulium* war bei der minutiösen Ausbildung dieser Elemente nicht zu bemerken. Trotzdem wird man kaum fehlgehen in der Annahme, daß den »Ganglienfasern« wie bei *Simulium* eine doppelte oder vielleicht gar vierfache Valenz zukommt, so daß die Reizableitung der Retinula durch ebensoviele unterschiedene Ganglienfaserteile erfolgen kann, als funktionierende Rhabdomere vorhanden sind.

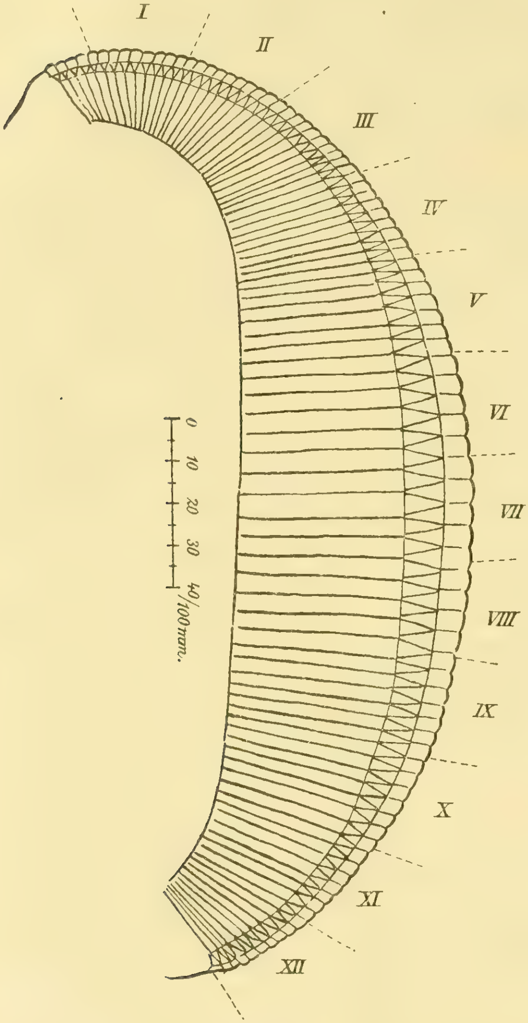
Mit Sicherheit war festzustellen, daß z. B. bei *Syrphus*, *Chrysops* und *Bibio* oberhalb der Körnerschicht je sieben Nervenfasern eines Ommatidiums zu einer Gruppe vereinigt sind. Unterhalb derselben, in der Schicht der Punktsubstanz, findet man dieselbe Zahl um die »Ganglienfasern« angeordnet. Ob es jedoch auch noch dieselben Fasern sind, oder ob eine Umordnung derselben in der zwischenliegenden Körnerschicht stattgefunden hat, vermag ich nicht zu entscheiden, da es nicht möglich ist, den Nervenverlauf durch diese Schicht mit absoluter Sicherheit zu verfolgen. Bei einer in Alkohol konservierten Stubenfliege war auf Querschnitten — wegen der Kleinheit dieser Elemente — zwar nicht die Anordnung der verschiedenen Fasern innerhalb des Ganglions genauer zu bestimmen, doch konnte ich dafür sehr deutlich sehen, daß die Fasern eines Ommatidiums während ihres Verlaufes durch die Körnerschicht sich zerstreuen und sich auf verschiedene benachbarte Nervenknoten verteilen, so wie Rádl dies bei *Squilla* beobachtet hat. (Die in Taf. XXV, Fig. 60 sichtbaren hellen Streifen sind nicht etwa die Ganglienfasern, sondern diese liegen innerhalb der hier dunkel erscheinenden Nervenknoten.) Inwieweit dies für die übrigen Dipteren gilt, war nicht festzustellen. Wie bei *Simulium*, so findet sich auch bei andern Dipterenfamilien in der Punktsubstanz eine Anzahl kleinerer Kerne zerstreut, die anscheinend nicht mit den Nervenfasern in Beziehung treten und als Gliakerne angesehen werden dürften.

Durch diese Befunde gewinnt es an Wahrscheinlichkeit, daß bei den Dipteren nicht, wie bisher allgemein für die Insekten angenommen wurde, ein und dieselbe Nervenfaser von der Retinulazelle direkt nach dem Gehirn verläuft, sondern daß die Reizleitung vom Ommatidium aus zunächst nur bis zum äußeren Opticusganglion erfolgt, daß dort eine gesetzmäßige Umordnung der Fasern einer Retinula stattfindet und daß von da aus andre Fasern die Weiterleitung nach dem Gehirn übernehmen. Die gesetzmäßige Aufteilung eines Omnatidiums auf verschiedene Gruppen des Ganglions scheint mir ein wichtiger Hinweis darauf zu sein, daß jede Retinulazelle als ein Individuum funktioniert, dessen Empfindungsqualität von der der Schwesterzellen verschieden ist. Wie weit diese bei den Dipteren beobachteten Verhältnisse auch für andre Insekten und allgemein für die Arthropoden zutreffen, können erst dahingehende Studien erweisen. — In der Frage, ob das äußere Ganglion noch der Retinula oder bereits dem Gehirn zuzurechnen sei, neige ich der ersteren Ansicht zu, da bis zu diesem Ganglion hin die Reizleitung in den »Retinulafasern« geschieht und die unmittelbare Leitung nach dem Gehirn erst hier beginnt.

B. Physiologische und biologische Bedeutung der differenzierten Augen.

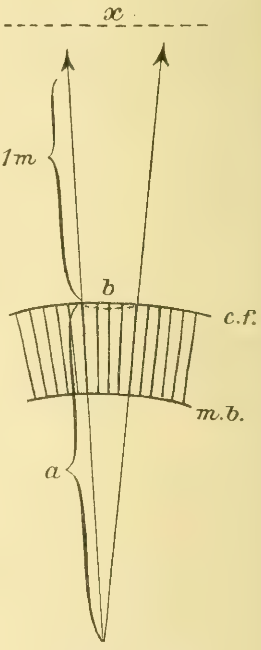
I. Physiologische und biologische Bedeutung des Auges von Laphria.

Das musivische Sehen, das man jetzt allgemein als für die Facettenaugen geltend annimmt, beruht darauf, daß das Gesamtgesichtsfeld nicht unmittelbar in seiner Einheit percipiert wird wie im Camera obscura-Auge, sondern als ein Komplex aneinandergrenzender Teilflächen, deren jede je einem Facettenglied entspricht. Und zwar vermag nach den geltenden Anschauungen ein Ommatidium nicht ein wirkliches Bild des ihm zugeordneten Sehfeldes, sondern nur eine allgemeine Charakteristik desselben nach Hell und Dunkel und nach den vorwaltenden Farben zu vermitteln; wenigstens ist die letztere Fähigkeit für einige Insekten mit Sicherheit anzunehmen. Indem sich sehr zahlreiche, oft mehrere Tausende solch einzelner Lichteindrücke kombinieren, resultiert, ähnlich wie bei einem Stickmuster in Kreuzstich, ein genügendes Gesamtbild. Das jedem Facettengliede zugeordnete Einzelsehfeld wird in seiner Größere bestimmt durch den dioptrischen



Textfig. 15.

Laphria flava. Zwölf gleiche Strecken auf der Cornea abgetragen. III, 1, auf $^2/_3$ verkl.



Textfig. 16.

Apparat, und zwar kommt dafür die Apertur der Facette in Betracht, besonders aber der specifische Bau der lichtbrechenden Teile und das Maß ihres Brechungsvermögens. Wie EXNER (1891) gezeigt hat, wirkt der dioptrische Apparat in dem Sinne, daß er die annähernd in der Richtung der Achse einfallenden Strahlen zum Rhabdom leitet, die zu schräg einfallenden aber reflektiert oder dem seitlichen Pigment zuleitet. Es leuchtet ein, daß das Sehfeld sehr groß ist, wenn neben den Achsenstrahlen auch viele seitliche zum Rhabdom zugelassen werden, daß es aber um so kleiner werden muß, je mehr von den letzteren eliminiert werden. HESSE (1908) hält es für nicht unwahrscheinlich, daß in gut ausgebildeten Facettenaugen die Größe der Einzelsehfelder so bestimmt ist, daß sie sich ebenso mosaikartig nebeneinander reihen wie die Facetten selbst. In diesem Falle ist zu folgern, daß stark divergierenden Facettengliedern ein größeres Gesichtsfeld zukommt als annähernd parallel gestellten. Weiter geht daraus hervor, daß die »Sehschärfe« bei kleinen Gesichtsfeldern, bzw. wenig divergierenden Facettengliedern größer ist und daß sie sich mit zunehmender Divergenz der Facettenglieder verringert. HESSE legt dies am Beispiele von *Aeschna* dar und berechnet danach, daß ein Stab von 1 m Länge bei 1,38 m Entfernung im dorsalsten Teile des Auges 60 Ommatidien erregt, im seitlichen Teile 50, mehr gegen die Ventralseite zu 40 und im ventralsten nur 30, daß also die »Sehschärfe« sich verhält wie 6 : 5 : 4 : 3, bei einer flächenhaften Lichtquelle sogar wie 36 : 25 : 16 : 9 oder annähernd wie 4 : 3 : 2 : 1. Dieses relative Verhältnis der »Sehschärfe« bleibt offenbar auch dann bestehen, wenn nicht, wie in unsrer Annahme, Sehfeld an Sehfeld grenzt, sondern, was vielleicht noch öfter der Fall sein dürfte, die benachbarten zum Teil übereinandergreifen.

Da es sich als ein geradezu klassisches Objekt dafür erweist, sei zunächst das Laphrienauge nach seiner physiologischen und biologischen Bedeutung gewürdigt. Die Divergenz der Facettenglieder variiert in den verschiedenen Teilen des Auges ganz auffallend. So schließen zwei Ommatidien des Augenmittelfeldes einen Winkel von 0°45′ in sich ein, zwei Ommen vom dorsalen Augenrande jedoch trotz halb so weiter Facetten einen solchen von 5°. Nach darauf gegründeten Berechnungen[1] ergibt sich, daß gleiche Strecken der Augenoberfläche, wie zwölf derselben an einem Sagittalschnitt von *Laphria* in Textfig. 15

---

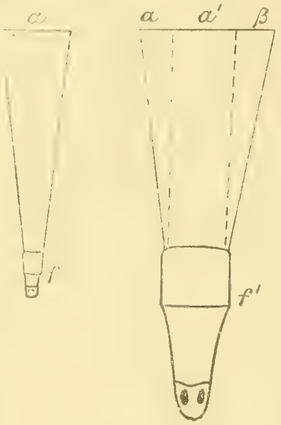
[1] Die Berechnungen wurden angestellt nach dem Ähnlichkeitsgesetz der Dreiecke: $a : b = (a + 1m) : x$; z. B. in Gruppe I: 32/100 mm : 25/100 mm = 100032/100 mm : x (siehe Textfig. 16!).

markiert sind, ein verschieden großes Sehfeld beherrschen. Zugleich variiert dementsprechend die Größe des Einzelsehfeldes der Ommatidien je nach ihrer Orientierung im Gesamtauge und damit zugleich die Sehschärfe. Folgende Tabelle mag diese Verhältnisse in Übersicht zeigen:

Gruppe:	Sehfeld der ganzen Gruppe:	Sehfeld eines Ommatidiums:	Zur Wahrnehmung eines Stabes von 1 m Länge gehören:
	bei 1 m Entfernung		
I.	78 cm	7,8 cm	12 Facetten
II.	53 »	5,3 »	20 »
III.	32 »	3,2 »	30 »
IV.	19 »	2,1 »	45 »
V.	5 »	0,7 »	140 »
VI.	3 »	0,6 »	165 »
VII.	3 »	0,6 »	165 »
VIII.	7 »	1,4 »	70 »
IX.	12 »	2 »	48 »
X.	16 »	2,2 »	43 »
XI.	17 »	2,3 »	42 »
XII.	41 »	5 »	20 »

Die Facettenglieder der Gruppen V bis mit VII entsprechen dem Augenmittelfelde. Sie besitzen das kleinste Gesichtsfeld und damit zugleich die größte Sehschärfe, deren relativer Wert durch die in der letzten Reihe aufgeführten Zahlen gegeben ist. In ihrem absoluten Wert ist sie indessen, wie aus der dritten Rubrik zu ersehen ist, für 1 m Entfernung durchaus nicht bedeutend, obgleich sie eine der besten sein dürfte, die bei Insekten vorkommt. Wenn eine Facette 0,6 cm Gesichtsfeld besitzt, dürfte das Tier kaum imstande sein, ein Objekt von der Größe einer Biene, das von höchstens drei Facetten gesehen wird, seiner Form nach genau zu erfassen. Doch verändert sich die Sehschärfe ganz bedeutend mit der wechselnden Entfernung des Objekts. So besitzt z. B. bei 10 cm Entfernung die ganze Gruppe IX ein Gesichtsfeld von nur 12,75 mm und die Gruppe VII aus dem Augenmittelfelde nur ein solches von 2,75 mm, so daß ein Gegenstand von 1 mm Ausdehnung bereits von zwei Facettengliedern gesehen werden muß. Danach zu urteilen, ist den Insekten ein fein detailliertes Sehen nur in ihrer nächsten Umgebung möglich. Damit steht im Einklange die Beobachtung WAGNERS (1906), der auf dem Wege experimenteller Studien zu dem Schlusse gelangt, daß die Sphäre des deutlichen Sehens für die Hummel viel geringer ist, als man gemeinhin wohl annimmt, und höchstens 1,75 m beträgt. Auch PLATEAUS [1] Versuche über die Fähigkeit der Insekten, Bewegungen wahrzunehmen, stimmen damit überein. Er bestimmte die Distanz, innerhalb deren Bewegungen des menschlichen Körpers oder eines Armes wahrgenommen werden, für Hummeln auf 25 bis 40 cm, für Bienen auf 40 bis 60 cm, für Stubenfliegen auf 40 bis 70 cm, für Schmeißfliegen auf 100 bis 150 cm, also auffallend geringe Werte. »Gegenstände von kleineren Dimensionen werden meist in viel schlechterem Maße erkannt, so die Bewegungen eines Fingers von *Agrion elegans* nur auf 10, höchstens 20 cm Entfernung.«

Es ist zunächst wohl befremdlich, daß den Ommen mit kleinem Gesichtsfelde die größten Facetten eigen sind, da doch gerade die kleineren Facetten diesen Erfolg erzielen müßten. Ohne Zweifel gelangt in die Facetten des Augenmittelfeldes die relativ größte Lichtmenge. Wenn nun aber, wie anzunehmen, ihr Einzelsehfeld sehr klein ist, so muß ein großer Teil des eingedrungenen Lichtes wieder unschädlich gemacht werden. Wozu dann aber erst die großen Facetten, wenn kleinere dieses Ziel auf direktem Wege erreichen würden? Zur Klarlegung der zu berücksichtigenden Punkte sei auf die beigegebenen schematischen Figuren (Textfig. 17) verwiesen. In die Facette f gelangt die Lichtmenge, die der Flärhe a entstammt, in die größere Facette f' die von der Fläche $\alpha + \alpha' + \beta$. Angenommen, es komme in beiden Fällen die gleiche Lichtmenge, nämlich α und α' zur Wirkung, so wird diese im ersteren Falle repräsentiert außer durch eine geringe Zahl parallel verlaufender Achsenstrahlen auch durch solche, die unter einem Winkel auf die Facettenoberfläche sich vereinigen und durch den dioptrischen Apparat den percipierenden Elementen zugeleitet werden. Im letzteren Falle dagegen genügen bereits die Achsenstrahlen, um ein ebenso großes Gesichtsfeld physiologisch



Textfig. 17.

---

[1] Vgl. TIEBE, PLATEAUS Versuche über die Fähigkeit der Insekten, Bewegungen wahrzunehmen. Biol. Centralbl. IX. S. 310.

wirksam werden zu lassen, während die seitlich einfallenden Strahlen von den Flächen α und β vom Pigment absorbiert werden können. Weiter ist zu bedenken, daß die seitlich einfallenden Strahlen, ehe sie zum Rhabdom gelangen, eine komplizierte Brechung erleiden müssen. Dabei kann leicht eine Abweichung vom theoretischen Strahlengange eintreten, die naturgemäß eine erhebliche Störung in der genauen Abzeichnung des Gesichtsfeldes bedeutet. Wenn dagegen die seitlichen Strahlen absorbiert werden und nur die Achsenstrahlen geraden Weges bzw. ohne wesentliche Brechungen den dioptrischen Apparat passieren, so wird diese Gefahr so gut wie ausgeschlossen.

Diese Überlegungen dürften geeignet sein, uns den Sinn der Tatsache verständlich zu machen, daß den Ommatidien des Augenmittelfeldes von *Laphria* trotz des kleinsten Gesichtsfeldes die größten Facetten zugehören. Dies weist darauf hin, daß von ihnen eine weitgehende qualitative Auslese des eindringenden Lichtes stattfindet, sofern die meisten seitlich einfallenden Strahlen absorbiert werden und nur die Achsenstrahlen und die ihnen annähernd parallel verlaufenden zum Rhabdom gelangen. Dadurch wird eine präzise Charakterisierung und Abgrenzung des Sehfeldes gewährleistet.

Daß die definitive Abgrenzung des Sehfeldes weniger durch die Facettengröße bestimmt wird als vielmehr durch die Brechungsverhältnisse der dioptrischen Elemente, wird noch wahrscheinlicher durch den Umstand, daß die Facetten des Mittelfeldes, die also das meiste Licht eliminieren, den größten Pseudoconus besitzen, der zugleich die percipierenden Elemente weit von der Cornea abrückt (Taf. XXV, Fig. 45). Auf dem dadurch bedingten langen Wege des Strahlenganges können zunächst viel seitliche Strahlen eliminiert werden, auch vermag die dadurch wesentlich reduzierte Lichtmenge der Achsenstrahlen und der ihr annährend parallel verlaufenden derartig konzentriert zu werden, daß sie als ein dünner Lichtfaden an einem Punkte den dioptrischen Apparat verläßt und ohne weiteren Verlust in das entsprechend konzentrierte Rhabdom (Fig. 46) übertritt. Dieses besitzt gegenüber den peripheren Sehstäben gleichzeitig die größte Länge, was noch weiter dazu beitragen wird, die physiologische Wirkung trotz der geringen Lichtmenge intensiv zu gestalten. Das Ommatidium des Augenmittelfeldes von *Laphria* erweist sich also als ein höchst sinnreicher Apparat, der die einander widerstreitenden Tendenzen einer weitgehenden qualitativen Auslese und dadurch bedingten Verminderung des Lichtes und einer intensiven Reizung des Rhabdoms in sich vereinigt.

Den Ommatidien des Augenrandes (Fig. 47, 49) bietet sich infolge ihrer um die Hälfte geringeren Facettenweite nur eine kleinere Lichtmenge zur Ausnutzung dar. Doch ist der Pseudoconus sehr kurz und die Retinula nahe an die Cornea herangerückt. Auf dem kurzen Strahlengange kann nur eine geringe Elimination stattfinden, und der weitaus größte Teil des einfallenden Lichtes dürfte tatsächlich zum Rhabdom gelangen. Dabei ist jedoch keine so vollkommene Konzentration des Lichtes zu ermöglichen wie im Augenmittelfelde, da Strahlen vereinigt werden, die unter relativ großem Winkel zueinander einfallen, und da auch der dioptrische Apparat zu kurz dazu sein würde. Das Licht wird also nicht als ein schwacher Faden, sondern als eine Säule den dioptrischen Apparat verlassen und vermag darum am besten ausgenützt zu werden durch Rhabdomere, die innerhalb des größeren Lichtfeldes sich verteilen (Fig. 48, 50). So steht diesen Randommatidien zwar ursprünglich eine geringere Lichtmenge zur Verfügung als denen der Augenmitte. Doch da sie davon nur wenig eliminieren, ist ihr Gesichtsfeld in Wirklichkeit größer. Gleichzeitig ist auch die Intensität des zu den Rhabdomeren gelangenden Lichtes größer. Deshalb brauchen auch die Rhabdomere des Augenrandes, um einen gleich starken Reiz auszulösen wie die des Mittelfeldes, von kürzerer Längserstreckung zu sein.

Die Reizungsintensität dürfte demnach in beiderlei Ommatidien dieselbe sein, trotz der Verwertung verschiedener Lichtquantitäten. Doch besteht offenbar, wie bereits ausgeführt wurde, ein Unterschied in der Qualität der Lichteindrücke, sofern im Augenmittelfelde bei fast gänzlichem Abschluß der seitlichen Strahlen eine präzisere Lokalisierung der erregenden Strahlen und eine schärfere Abgrenzung des Sehfeldes statthaben kann, als dies in den randständigen Ommatidien möglich ist.

Auf Horizontalschnitten zeigt sich derselbe Gegensatz zwischen Augenmittelfeld und den Randgebieten (vgl. Textfig. 13). Weiterhin fällt daran auf, daß die Ommatidien des Mittelfeldes nicht parallel der Körperachse verlaufen, wie man zunächst wohl erwarten sollte, sondern eine ausgesprochene Convergenz nach der Mediane zu besitzen, eine bei Dipteren häufig auftretende Erscheinung. Dadurch wird bewirkt, daß in genügender Entfernung die Gesichtsfelder der beiden Facettenaugen in der Mitte aneinander schließen, und zwar dürfte dieses bei *Laphria* nach meinen Berechnungen bereits 5 mm vor dem Auge geschehen. Noch weiter vom Auge entfernt muß ein Übereinandergreifen derselben stattfinden, und zwar um so mehr, je größer die Entfernung vom Objekt ist. Denkt man sich das Gesamtgesichtsfeld beider Augen in einer Horizontalebene bei 1 m Entfernung, so würde dasselbe annähernd 220° eines Kreises bestreichen, dessen Centrum in der Mitte des Laphrienkopfes gelegen ist und dessen Radius 1 m beträgt. Von diesem Kreise, der 6,28 m Umfang besitzt, übersieht das Tier also etwa 3,83 m, und davon würden ungefähr 30 cm, in der Verlängerung der Stirn gelegen, von Ommatidien beider Augen gesehen werden, indem das Gesamtgesichtsfeld jedes Auges 15 cm weit auf das Gebiet des andern hinüberreicht. Es ist also die Möglichkeit zu einem binoculären Sehen gegeben. Ob es jedoch zustande kommt in dem Sinne, daß das doppelt gesehene Objekt identifiziert wird, ist natürlich nicht zu entscheiden. Da jedoch bei den übrigen Asiliden, deren Auge weniger gut an seinen besonderen Zweck angepaßt ist, diese Convergenz der Ommatidien noch viel beträchtlicher ist als bei *Laphria* (z. B. bei *Neoitamus* Textfig. 10) und mit zunehmender Differenzierung des Mittelfeldes Schritt für Schritt sich verringert, halte ich es für wahrscheinlich, daß ihre Bedeutung nicht darin zu erblicken ist, ein binoculäres Sehen herbeizuführen. Vielmehr glaube ich, daß in allen Fällen, wo ein relativ scharfes Sehen, ein »Formensehen«, erstrebt wird, diese Convergenz als ein störender Faktor verringert oder gänzlich beseitigt werden muß (vgl. *Bibio*, *Simulium*, auch *Cloë*).

Das Pigment ist über das Gesamtauge in gleicher Weise so dicht ausgebildet, daß eine Abirrung von Lichtstrahlen innerhalb der Retina und eine dadurch bewirkte Bildung von Zerstreuungskreisen gänzlich ausgeschlossen sein dürfte.

Es ist zu erwarten, daß dieses fein differenzierte Auge von einschneidender Bedeutung für die Existenz seines Trägers sein muß, denn sonst hätte es sich nicht in dieser Weise ausbilden können. Die biologische Bedeutung des Laphrienauges ist denn auch unschwer festzustellen. Wer einigermaßen auf diese Tiere geachtet hat, weiß, daß sie meist auf Baumstümpfen, an Stämmen und Holzstößen ruhig auf Beute lauern. Kommt nun ein fliegendes Insekt in das Gesichtsfeld der randständigen Ommatidien, so bewegen sie plötzlich den Kopf und richten das Augenmittelfeld dem arglosen Opfer entgegen, und je nachdem dieses den Ort wechselt, verändern sie die Stellung ihres Kopfes. Die Bedeutung der randständigen Ommatidien besteht also lediglich darin, die nahende Beute in ihrer Bewegung wahrzunehmen, gleichsam nur ihre Nähe zu signalisieren; das Augenmittelfeld mit seiner ausgezeichneten Sehschärfe dagegen dient dazu, das Opfer zu »fixieren«, seine Formen möglichst genau zu erfassen, wovon es dann abhängt, ob die *Laphria* das Insekt unbehelligt weiterziehen läßt oder ob sie mit plumpem Fluge über dasselbe herfällt und es mit den kräftigen, mit mächtigen Krallen bewehrten Beinen einfängt.

Nach den anatomischen Verhältnissen zu schließen, darf man annehmen, daß den übrigen Asiliden die Fähigkeit einer scharfen Fixierung des Opfers nicht in dem Maße eigen ist wie *Laphria*. Vielleicht als einen Ersatz dafür darf man es betrachten, daß ihr Gesamtgesichtsfeld ein noch größeres ist als bei *Laphria*, und daß auch die randständigen Ommatidien eine relativ gute Sehschärfe besitzen.

II. Physiologische und biologische Bedeutung der Doppelaugen im engeren Sinne.

Für die übrigen Dipteren mit Doppelaugen stehen mir außer für *Simulium* keine Beobachtungen zu Gebote, die zu einer Erklärung dieser Augendifferenzierung für den einzelnen Fall dienen könnten; auch versagt die Literatur nach dieser Richtung hin vollständig. Ich muß mich infolgedessen darauf beschränken, von den morphologischen Grundlagen aus lediglich theoretisch diesem Problem nachzugehen.

Die Doppelaugen setzen sich durchweg zusammen aus einem Dorsal- und einem Ventralauge. Meist ist das Dorsalauge vom Normaltypus des Facettenauges abweichend ausgebildet, ihm kommt also auch eine besondere physiologische Rolle zu. Als Ausnahmen davon erweisen sich *Hilara* (Taf. XXIV, Fig. 39), *Tachydromia*, *Rhamphomyia* sp., bei denen die differenten Augen in umgekehrter Weise orientiert sind. Das abweichend gestaltete Teilauge zeigt immer folgende Merkmale: große Facetten, Aufhellung des Pigmentes bis zum fast völligen Schwinden desselben, lange Ommatidien von geringer Divergenz; das »Normalauge« — wie ich das nicht differenzierte Teilauge bezeichnen will — dagegen: kleinere Facetten, dunkleres Pigment, kurze Ommatidien mit geringer Divergenz.

Aus der Facettengröße könnte man mit Notthaft (1880), der sie als Kriterium für die Sehschärfe betrachtet, schließen, daß den Ommatidien des differenzierten Auges infolge ihrer größeren Facetten auch ein größeres Gesichtsfeld entspreche und daß deshalb die Sehschärfe gering sei. Exner (1891) bereits bezweifelt jedoch die Berechtigung der Folgerungen Notthafts; und wie bei den Asiliden deutlich geworden sein dürfte, kommt vielmehr als wesentlichstes Moment die specifische Wirkungsweise des dioptrischen Apparates in Frage. Es ist freilich unmöglich, sie für den einzelnen Fall zu bestimmen, aber doch dürfte man sie annähernd richtig einschätzen, wenn man neben der Facettengröße gleichzeitig auch die verschiedene Divergenz der Ommatidien mit berücksichtigt, wie dies für *Laphria* bereits ausgeführt wurde. Entsprechende Berechnungen ergeben, daß im differenzierten Auge ein Facettenglied trotz seiner größeren Dimensionen nur ein doppelt bis dreifach so kleines Gesichtsfeld beherrscht als das kleinere Facettenglied des Normalauges, daß also die Sehschärfe in jenem doppelt bis dreifach so gut sein kann als in diesem. Bei 1 m Entfernung z. B. kommt auf je ein Facettenglied der Teilaugen von *Dilophus vulgaris* ein Gesichtsfeld von $4^1/_2$ bzw. 12 cm, bei *Bicellaria spuria* 4 bzw. 8 cm, bei *Syneches muscarius* $6^2/_3$ bzw. 15 cm. Daraus ließe sich erschließen, daß die Facettenglieder des differenzierten Auges, um mindestens gleich stark gereizt zu werden wie die des Normalauges, längerer Rhabdomere bedürfen, da zu ihnen nur die geringe Lichtmenge eines kleinen Gesichtsfeldes gelangt.

Als ein weiteres wichtiges Moment ist die Pigmentarmut des differenzierten Auges zu berücksichtigen. Ohne Zweifel ist mit ihr eine weniger vollkommene optische Isolierung der einzelnen Ommatidien gegeben. Zwar mag die weitgehende Ausbildung der Tracheen zum Teil das fehlende Pigment ersetzen — im besonderen ist sie ja bei *Syneches* geradezu enorm (Taf. XXV, Fig. 41*c*) —, aber doch zeigt das Beispiel von *Dilophus*, *Bicellaria*, bei denen Tracheen trotz des Pigmentmangels kaum nachzuweisen sind, daß in diesen Augen die Tendenz zutage tritt, die optische Isolierung weniger vollkommen zu gestalten. Dies muß natürlich zur Folge haben, daß ein Abirren der Lichtstrahlen und die Bildung von physikalischen und physiologischen Zerstreuungskreisen stattfindet. In diesem Auge widersprechen sich demnach zwei Prinzipien, die Vervollkommnung der Sehschärfe durch den dioptrischen Apparat und die teilweise Aufhebung dieses Vorteiles durch Begünstigung der Bildung von Zerstreuungskreisen innerhalb der Retina.

Exner (1891) hat gezeigt, daß durch den letzteren Umstand die Fähigkeit gesteigert wird, sich bewegende Objekte wahrzunehmen, sofern eine Veränderung des Objektes nicht nur durch die wenigen Ommatidien angezeigt wird, in deren eigentlichem Sehfelde das Objekt gelegen ist, sondern zugleich auch durch alle die, die in diesen Zerstreuungskreis einbezogen sind. Mit diesem »Bewegungssehen« vereinigt sich der Vorteil, das Objekt in möglichster Detaillierung zu erkennen. Man darf also dem differenzierten Auge ein gut detailliertes Bewegungssehen zuschreiben.

Daß das Normalauge noch einen bestimmten positiven Zweck hat, bezweifle ich. Zwar mag die Ansicht Exners für einzelne Fälle zu Recht bestehen, daß das ventrale Normalauge zum genaueren Erfassen der Formen beim Verzehren der Beute diene. Dem widerspricht jedoch bis zu einem gewissen Grade die geringe Sehschärfe des Ventralauges. Auch scheidet dieser Gesichtspunkt aus für die Männchen der übrigen nicht räuberischen doppeläugigen Insekten und für die Raubfliegen mit umgekehrter Orientierung der Teilaugen. Da unzweideutig bei den typisch ausgebildeten Doppelaugen die Tendenz einer immer weitergehenden Rückbildung sich kundgibt (*Dilophus*, *Syneches*), möchte ich annehmen, daß dieses Normalauge nur noch auf Grund seiner historischen Rechte seine Existenz behauptet, um bei noch weitergehender Abänderung unter Umständen schließlich ganz zu verschwinden, welches Verhalten bei Tiefseekrustern tatsächlich schon erreicht ist. »Während anfänglich noch das Frontauge dem Seitenauge gegenüber in den Hintergrund tritt, so kehrt sich später dieses Verhältnis um, indem das Frontauge an Umfang zunimmt und das Seitenauge derartig überflügelt, daß schließlich überhaupt nur noch das Frontauge persistiert (Gattung *Arachnomysis*)« (Chun, Atlantis).

Fragt man nach der Bedeutung dieser fortschreitenden Differenzierung der Augen, so drängt sich durch den Vergleich der zahlreichen nunmehr bekannten Vorkommen von Doppelaugen von selbst auf, daß diese lediglich biologischer Natur sein kann. Wohl sind allen Dipteren die morphologischen Grundlagen zur Augendifferenzierung gegeben; wo diese jedoch wirklich erfolgt, ist stets die Beziehung zur Lebensweise unverkennbar. Und zwar finden darin die beiden Grundprinzipien alles organischen Lebens ihren Ausdruck: der Selbsterhaltungstrieb, sofern das differenzierte Auge beiden Geschlechtern der Raubfliegen den Kampf um das Dasein erleichtert (Empiden, Männchen und räuberische Weibchen von *Blepharocera*), und der Trieb der Arterhaltung, sofern nur die Männchen der nicht räuberischen Formen damit ausgestattet sind, um desto sicherer die Weibchen aufzuspüren und sie zur Fortpflanzung der Art zu befähigen. Eine Kombination beider Prinzipien besteht bei verschiedenen Raubfliegen, sofern die Männchen besser differenzierte Augen besitzen als ihre Weibchen (*Empis borealis*, *Hilara*). In allen Fällen kommt es darauf an, ein schnell sich bewegendes Objekt in möglichster Detaillierung und Intensität wahrzunehmen, welchen Ansprüchen das differenzierte Auge in weit höherem Maße entspricht als das Normalauge.

Daß das biologische Motiv selbst unabhängig von den gegebenen morphologischen Grundlagen die Gestaltung des Auges bestimmen kann, zeigt das Beispiel von *Laphria*, wo das Augenmittelfeld in der

Weise sich differenziert, daß Facettenglieder der beiden benachbarten Augenpartien daran partizipieren, so daß die horizontal verlaufende Grenzlinie beider Gebiete quer durch das Augenmittelfeld führt. So wird also die Ansicht CHUNS auch nach der Seite hin bestätigt, daß die Differenzierung der Augen immer in Anpassung an die Lebensweise vor sich geht.

Die Richtigkeit dieses Satzes scheint noch weiter gestützt zu werden durch die selteneren Fälle, in denen das differenzierte Auge nicht dorsal, sondern ventral liegt. Denn wenigstens ist es von *Hilara* bekannt, daß sie zur Paarungszeit in oft ungeheueren Schwärmen auf der Wasserfläche sich tummelt; SCHINER bezeichnet sie als die wahren Gyrinen des Fliegenvolkes. Wahrscheinlich fliegen die Männchen dann höher und nehmen die Weibchen mit dem ventralen Auge wahr. Ich vermochte es bisher noch nicht sicher festzustellen, da ich bei einem solchen Schwarme fast alle Tiere in copula fand. Daß ihr differenziertes Auge aber hauptsächlich in sexueller Beziehung in Betracht kommt, erhellt daraus, daß es nur beim Männchen sich deutlicher differenziert hat, während es sich beim Weibchen kaum vom Normalauge unterscheidet. Ganz analoge Verhältnisse, anatomische sowohl, als biologische, beschreibt ZIMMER (1897) für *Palingenia virgo.* Für *Tachydromia minuta,* wo das ventral gelegene differenzierte Auge bei beiden Geschlechtern gleich gut ausgebildet ist, stehen mir keinerlei Beobachtungen zu Gebote, ebenso nicht für *Rhamphomyia* spec., doch ist nicht zu zweifeln, daß auch hier zwischen Ausbildung der Augen und Biologie kein Widerspruch sich ergeben wird.

Das gleiche darf man von vornherein für *Simulium* erwarten, wo das differenzierte Auge des Männchens morphologisch sich als bisher einzig dastehend unter den Facettenaugen erweist. Für die Feststellung seiner physiologischen Bedeutung sind folgende Momente wichtig: der größere Krümmungsradius, die Pigmentschwäche trotz der zahlreich ausgebildeten Pigmentzellen und die bedeutende Länge der Rhabdomere. Die weite Vorwölbung der Corneafacette spricht für eine große lichtsammelnde Kraft; da sie jedoch in gleicher Weise auch dem Ventralauge zukommt, kann sie mit der specifischen Bedeutung des Scheitelauges nichts zu tun haben. Nach angestellten Berechnungen ist für das differenzierte Auge eine relativ gute Sehschärfe möglich, beträgt doch das Gesichtsfeld einer Facette des Ventralauges für 1 m Entfernung etwa 9 cm, für das Scheitelauge dagegen nur 5 cm trotz seiner viel gröberen Struktur. Ich bin im Zweifel, ob man die optische Isolierung als relativ vollkommen betrachten darf oder nicht. Bis zur

Basalmembran hin, also längs des distalen Viertels der Rhabdomere, scheint sie ziemlich genügend zu sein, dies zwar weniger durch die Intensität des Pigments, als vielmehr durch die große Zahl der Pigmentzellen. Wie sie jedoch unterhalb der Membran sein mag, läßt sich aus dem anatomischen Bau schwer erschließen, da nicht zu ersehen ist, ob die Membran lichtdurchlässig ist oder nicht. Auf Schnitten, in denen sie in ihrer Flächenerstreckung getroffen ist, nimmt sie fast keine Spur von Farbe an und scheint aus verfilzten Fasern zu bestehen, ähnlich wie das Tapetum der Wirbeltiere; es ist möglich, daß ihr auch eine ähnliche optische Wirkung eignet und daß sie auftreffendes Licht reflektiert. Bringt man dieses Auge jedoch in Vergleich zu allen übrigen differenzierten Augen, wie sie bei den Arthropoden auftreten, so wird man eher dazu neigen, die optische Isolierung als eine unvollkommene anzunehmen und die Bildung von Zerstreuungskreisen für möglich, ja erstrebt zu halten.

Die im Verhältnis kolossale Länge der Rhabdomere im Vergleich zur Größe des Tieres deutet ebenso wie die weite Vorwölbung der Facette darauf hin, daß es diesem Auge darauf ankommt, das zur Verfügung stehende Licht möglichst voll auszunützen, was natürlich um so besser geschehen kann, je größer die Transformatoren sind, die die Ätherwellen des Lichtes in einen physiologischen Vorgang umwandeln. Man wird es also mit einem Dämmerungsauge zu tun haben.

Es war mir nun im höchsten Grade interessant, über die Biologie des Tieres Aufschlüsse zu erlangen. Ich selbst habe die Tiere im Anfang Mai und im Spätsommer durch Keschern im Gebüsch gefangen, und zwar fast nur in männlichen Exemplaren, dagegen ist von der Kolumbatscher Mücke bekannt, daß ihre so gefürchteten Schwärme nur aus Weibchen bestehen. Zur weiteren Klärung dieser Frage wandte ich mich an einzelne als Dipterologen bzw. Biologen bekannte Herren. Herr Dr. ENDERLEIN, Stettin, hat einen *Simulium*-Schwarm bei Berlin beobachtet, von dem die dabei gesammelten Exemplare sich sämtlich als Weibchen erwiesen haben. Herr Professor K. SAJÓ, Budapest, teilte mir freundlichst die für mich in Betracht kommenden Resultate der Abhandlung von ÖDÖN-TÖMOŠVÁRY mit, der diese Mücke im Auftrage der ungarischen Regierung beobachtet hat: »Die Männchen pflegen nicht zu wandern, sondern bleiben an der Stelle, wo sie ihre Jugendstadien durchlebt haben, nämlich bei der Donau, bzw. den betreffenden Flüssen. Es ist Tatsache, daß sie bereits vor Sonnenaufgang herumfliegen und sich versammeln. In den heißen Mittagsstunden, ferner nachts und auch wenn der Wind bläst, begeben sie sich in Wälder, suchen schattige

Plätze und setzen sich auf die Unterseite der Blätter.« Herr M. P. Riedel, Uerdingen a./Rhein, hat den Hochzeitsflug einer *Simulium*-Art (*Simulium hirtipes* Fries) Anfang Mai bei Pößneck i./Th. beobachten können. Er schreibt darüber: »An einem trüben warmen Tage fielen mir am Spätnachmittage, etwa 3 m von der Erde an am niedrigsten fliegend, blitzschnell von einem Punkt zum andern in der Luft ‚dahinschießende' Insekten auf. Sie flogen auf einer von hohen Fichten umstandenen Schneise; es war Dämmerlicht. Ich fing etwa 30 bis 40, mehr wollte ich nicht mitnehmen; es waren bis auf ein Weibchen alles Männchen. Die Weibchen waren anscheinend für mein Netz nicht erreichbar, sie werden, wie Sie auch annehmen, in größerer Höhe über den Männchen geflogen sein.« Ferner finde ich bei Schiner die Bemerkung: »Die Simulien schweben in Wäldern unter den Baumkronen, immer langsam auf- und absteigend.« (I. XLI.) Ende Juli 1908 hatte ich selbst Gelegenheit, solche *Simulium*-Schwärme zu beobachten; es war an einem sehr trüben, dunstigen und schwülen Abende auf den Uferhöhen der Saale, gegenüber der Rudelsburg. Die Tiere schwebten, in ruhigem Fluge auf- und absteigend, einander sich nähernd und wieder fliehend, über dem Gebüsch der steil abfallenden Muschelkalkwände und sammelten sich besonders dicht unter dem niederhängenden Gezweig einzelnstehender Kirschbäume. Sie waren zu Tausenden auf der ganzen längeren Wanderung bis nach Kösen anzutreffen, aber immer nur in unmittelbarer Nähe der Gebüsche und besonders häufig unter der Laubkrone einzelnstehender Bäume. Es war in der Zeit von 7 bis 8 Uhr abends, als die Dämmerung hereinbrach. Sämtliche von mir erbeuteten Exemplare erwiesen sich als Männchen.

Durch diese Beobachtungen gewinnt es an Wahrscheinlichkeit, daß das Scheitelauge der *Simulium*-Männchen tatsächlich ein Dämmerungsauge ist. Seine biologische Bedeutung besteht ohne Zweifel darin, beim Hochzeitsflug im Dämmerlicht bzw. gedämpften Licht die über den Männchen schwebenden Weibchen wahrzunehmen. Diese Auffassung findet eine besondere Stütze durch die sehr ähnlichen anatomischen und biologischen Verhältnisse bei *Chloëon dipterum.* Diese Ephemeride schwärmt ebenfalls nur in gedämpftem Lichte, ungefähr in den drei letzten Stunden vor Sonnenuntergang. Bernhard (1907) hat ihren Hochzeitsflug genauer beobachtet und beschreibt ihn folgendermaßen: »Die in großen Schwärmen auf- und abtanzenden Individuen sind ausschließlich die in großer Überzahl vorhandenen Männchen. Die Weibchen sitzen unterdes ruhig im Grase und beteiligen sich nicht an dem Tanz. Ab und zu steigt jedoch eines der Weibchen in schräg aufwärts gerichtetem Flug über den Schwarm der tanzenden Männchen hinweg in die Höhe. Sofort stürzen sich diese in größerer Anzahl auf das Weibchen und suchen zur Copulation zu gelangen. Schließlich gelingt es einem Männchen, den Thorax des über ihm befindlichen Weibchens mit den langen Vorderbeinen zu umklammern und durch Aufwärtskrümmen des Abdomens seinen doppelten Penis in die getrennt mündenden Oviducte (Vagina) einzuführen. Das Pärchen erhebt sich darauf . . . in die Lüfte und entschwindet gewöhnlich dem Auge. Etwa nach 10 Minuten, solange bleiben Männchen und Weibchen in Copula, steigt das Pärchen hernieder und trennt sich voneinander.«

Eine auffallende Übereinstimmung mit diesen Ephemeriden zeigen die Simuliden auch darin, daß ihr differenziertes Auge ebenfalls als wirkliches Scheitelauge mit fast senkrecht nach oben stehenden Ommatidien orientiert ist (Taf. XXIII, Fig. 29).

Exner (1891) spricht die Ansicht aus, daß zur größeren Ausnutzung der Lichtenergie Einrichtungen getroffen seien, die Lichtstrahlen am proximalen Ende des Rhabdoms zurückzuwerfen und auf dem Rückwege ein zweites Mal nutzbar zu machen, nämlich das Tracheentapetum der Nachtschmetterlinge und das körnige Tapetum bei Krustern. Es liegt nahe, die Pigmenthäufchen am proximalen Ende der Rhabdomere, wie sie bei *Simulium* und fast allgemein bei den übrigen Dipteren sich finden, in demselben Sinne zu deuten. Dabei ist jedoch sehr zu bedenken, ob es überhaupt möglich ist, daß das in entgegengesetzter Richtung verlaufende Licht denselben physiologischen Vorgang auszulösen vermag wie das einfallende Licht, worauf im besonderen Raehlmann (1907) hinweist. Und da ich nicht imstande war, an diesen erwähnten Pigmenthäufchen die Merkmale zu erkennen, die Exner für das körnige Tapetum angibt (Hellerscheinen bei auffallendem Lichte), so neige ich dazu, ihre Bestimmung vielmehr darin zu erblicken, das bis hierher vorgedrungene Licht zu absorbieren und ein Zurückstrahlen zu verhindern.

Die Doppelaugen der Dipteren beruhen also auf zweierlei Ursachen, auf einer morphologischen, sofern das einheitliche Facettenauge aus zwei spiegelbildlich gleichen Hälften besteht, und auf biologischen, sofern die Grundprinzipien des organischen Lebens für ihre Ausbildung ausschlaggebend sind. Offenbar kommt den letzteren die größere Bedeutung zu, da sie in keinem Falle zu verkennen sind, während die Augendifferenzierung auch ohne Berücksichtigung der morphologischen Grundlagen erfolgen kann, wie es bei Asiliden der Fall ist.

Hauptergebnisse.

Als wesentlichste Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen seien folgende Punkte hervorgehoben:

1) Das pseudocone Facettenglied erweist sich als ein modifiziertes acones, sofern die vier Kristallzellen nicht unmittelbar an die Facette anschließen, sondern durch einen meist weichen, teilweise auch rigiden Processus corneae (= Pseudoconus) von ihr abgerückt werden.

2) Die Retinula ist stets als ursprünglich achtteilig zu erkennen.

3) Vielfach ist innerhalb jeder Retinulazelle, in derselben verlaufend, eine Nervenfaser zu konstatieren, die sich bis in das äußere Ganglion verfolgen läßt, von wo aus andre, erst hier entspringende Nervenfasern die Weiterleitung des Reizes übernehmen.

4) Wie in zwei Fällen (*Simulium*, *Musca domestica*) festzustellen war, erfolgt eine gesetzmäßige Verteilung der »Retinulafasern« auf verschiedene »Ganglienfasern« bzw. Nervenknoten des Ganglions.

5) Das einheitlich erscheinende Facettenauge setzt sich aus zwei spiegelbildlich gleichen Hälften zusammen, die erkennbar werden durch die asymmetrische Gruppierung der Retinulaelemente.

6) Indem nur eine dieser Augenhälften eine specifische Ausbildung erfährt, während die andre unverändert persistiert, differenziert sich von Stufe zu Stufe das Doppelauge.

7) Die »mehrfachen Augenanlagen« (im Sinne Rádls) stehen in keiner ursächlichen Beziehung zum Phänomen der Doppelaugen.

8) In allen Fällen, wo Doppelaugen vorhanden sind, tritt eine Beziehung zur Lebensweise mit Evidenz zutage. Da das differenzierte Auge ein gut detailliertes Bewegungssehen ermöglicht, ist es von ausschlaggebender Bedeutung in Hinsicht auf das Prinzip der Selbsterhaltung für beide Geschlechter räuberischer Empiden und das der Arterhaltung für die Männchen der übrigen doppeläugigen Formen. Auch kann die Kombination beider Prinzipien im Bau des Auges ihren Ausdruck finden, sofern die Männchen einzelner Raubfliegen (*Empis borealis*) eine weitergehende Differenzierung desselben aufweisen als ihre Weibchen.

9) Die Gestaltung des Auges den biologischen Prinzipien gemäß findet meist statt in Rücksicht auf die gegebenen morphologischen

Grundlagen (ursprüngliche Duplicität des einheitlichen Auges); bei den Asiliden jedoch erfolgt sie völlig unabhängig davon, indem Teile beider Augenhälften an dem differenzierten Augenmittelfeld partizipieren.

Leipzig, im August 1908.

Literaturverzeichnis.

Bechterew, 1899. Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark.

E. Berger, 1878. Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Wien.

C. Bernhard, 1907. Über die vivipare Ephemeride Chloëon dipterum. Biol. Centralbl. Bd. XXVII.

J. Carrière, 1885. Die Sehorgane der Tiere. München.

— 1886. Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. Bd. IX. Nr. 217. 230.

C. Chun, 1896. Atlantis. Zoologica 19. Heft.

W. Dietrich, 1907. Über Doppelaugen bei Dipteren (Mitteilung). Zool. Anz. Bd. XXXII. 15.

S. Exner, 1891. Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.

E. Girschner, 1887. Einiges über die Färbung der Dipterenaugen. Berliner Entom. Zeitschr. Bd. XXXI.

H. Grenacher, 1879. Untersuchungen über die Sehorgane der Arthropoden. Göttingen.

B. Haller, 1904. Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXV.

C. Hess, 1908. Untersuchungen über das Sehen und über die Pupillenreaktion von Tag- und Nachtvögeln. Arch. f. Augenheilkunde. LIX. 2. Heft.

R. Hesse, 1901. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. LXX. 3.

— 1908. Das Sehen der niederen Tiere. Jena.

Kellogg, 1898. The divided Eyes of Arthropoda. By Vernon Kellogg, Stanford University, California.

O. Kirchhoffer, 1907. Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Dissertation.

Th. Lowne, 1878. On the Modifications of the Simple and Compound Eyes of Insects. Trans. Linn. Soc. London.

Meigen, 1818—1838. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 74 Tafeln.

O. Miltz, 1899. Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. XI. Bd.

Notthaft, 1880. Über die Gesichtswahrnehmungen vermittels des Facettenauges. Frankfurt a. M.

E. Rádl, 1900. a. Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von andern Crustaceen. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. S. 551—98.

— 1900. b. O morfologickém významu dvojitých oči u členovců. Spisů jubil. cenou král. spol. nauk poctěných č. 13. — Ein deutsches Referat darüber: Über die morphologische Bedeutung der Doppelaugen der Arthropoden. Zool. Centralbl. 9. Jahrg. Nr. 3. S. 82—83.

— 1902. Über specifische Strukturen der nervösen Centralorgane. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1. Heft. S. 31—99.

— 1906. Étude sur les yeux doubles des Arthropodes. Acta societatis Entomolog. Bohem. III.

E. Raehlmann, 1907. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Jena.

B. Rosenstadt, 1896. Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLVII. S. 748—770.

R. Schiner, 1862—64. Fauna Austriaca. Die Fliegen. Wien.

Tiebe, Plateaus Versuche über die Fähigkeit der Insekten, Bewegungen wahrzunehmen. Biol. Centralbl. IX. S. 310.

W. Wagner, 1906. Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln. Zoologica. Heft 46. I.

M. Weismann, 1864. Entwicklung des Fliegenauges. Diese Zeitschr. XIV.

— 1895. Wie sehen die Insekten? Deutsche Rundschau. Bd. LXXXIII.

J. Zavrel, 1907. Die Augen einiger Dipterenlarven und -puppen. Zool. Anz. Bd. XXXI. Nr. 8.

C. Zimmer, 1897. Die Facettenaugen der Ephemeriden. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. S. 236—262.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

cf, Corneafacette;

G.o.e, äußeres Opticusganglion;

G.o.i, inneres Opticusganglion;

m.b, Basalmembran;

n, Kern;

n.gl, Gliakern;

nkn, Nervenknoten;

n.P′, *n.P″*, Pigmentzellkern;

n.ret, Retinulakern;

n.tr, Kern zur Trachee gehörig;

nv.G, Ganglienfaser;

nv.ret, Retinulafaser;

oc, Ocell;

o.l, rudimentäres Larvenauge;

P′, Hauptpigmentzelle;

P″, Nebenpigmentzelle;

P.ret, Retinapigment;

psc, Pseudoconus;

ret, Retinula;

rh, Rhabdomer;

tr, Trachee.

Mikroskop: Winkel-Göttingen. (Die lateinischen Ziffern bedeuten die Nummer des Objektivs, die arabischen die Ocularnummer.)

Tafel XXII.

Fig. 1. Kopf von *Chloromyia formosa* ♂, mit Hilfe der binoculären Lupe Zeiss-Jena gezeichnet. Die hellbraune Partie bedeutet das Dorsalauge, die dunkelbraun pigmentierte das Ventralauge. Der lange Rüssel kann knieförmig eingebogen werden.

Fig. 2. Kopf von *Chloromyia* ♀ mit einem einheitlich dunkelbraun pigmentierten Auge.

Fig. 3. Sagittalschnitt von *Mikrochrysa polita* ♂. I, 4. auf $^4/_5$ verklein.

Fig. 4. Sagittalschnitt von *Mikrochrysa polita* ♀. I, 4. auf $^4/_5$ verklein.

Fig. 5. Zwei Facettenglieder des Dorsalauges von *Oxycera pulchella* ♂. Von einem zwischengelegenen Ommatidium ist nur die periphere Pigmentscheide angeschnitten. In dem linken Ommatidium zeigt der Pseudoconus eine der charakteristischen Schrumpfungserscheinungen. V, 4. auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 6. Querschnitte dazu. Imm., 1.

Fig. 7. Ein Facettenglied des Ventralauges von *Oxycera pulchella* ♂ in gleicher Vergrößerung wie in Fig. 5.

Fig. 8. Querschnitt dazu in gleicher Vergrößerung wie Fig. 6.

Fig. 9. Der distale Teil eines Facettengliedes aus dem Dorsalauge des Männchens von *Mikrochrysa polita,* auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 10. Kopf von *Haematopota pluvialis* ♂. Die hellere obere Partie entspricht dem Dorsalauge, die untere dunklere gebänderte dem Ventralauge.

Fig. 11. Kopf des Weibchens von *Haematopota pluvialis.*

Fig. 12. Sagittalschnitt von *Tabanus bromius* ♀. I, 3, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 13. Sagittalschnitt von *Tabanus bromius* ♂. I, 3, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 14. Querschnitt durch Facettenglieder von *Tabanus micans* V, 4.

Fig. 15. Querschnitt durch Facettenglieder von *Tabanus bromius.* Imm., 1, bei 15*b* ein achtes Rhabdomer nach innen vorragend.

Fig. 16. Längsschnitt durch den distalen Teil zweier Facettenglieder des *Haematopota*-Männchens. Imm., 1, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 17. Längsschnitt durch den distalen Teil mehrerer Facettenglieder von *Tabanus bromius.* Die Schnitte sind so gelegt, daß nur die zwischen die Ommatidien eingeschobenen Tracheen getroffen sind. Imm., 1, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 18. Querschnitte durch Facettenglieder von *Tabanus bromius* ♂. Die zu oberst dargestellten sind am weitesten distal, in Höhe des Pseudoconus, die nach unten sich anschließenden fortschreitend tiefer gelegen. Imm., 1, auf $^4/_5$ verkl.

Tafel XXIII.

Fig. 19. Kopf des Männchens von *Dilophus vulgaris.* Die hellrot pigmentierte Partie ist das Dorsalauge, die unten sich anschließende dunkelbraune das Ventralauge.

Fig. 20. Kopf des Weibchens von *Dilophus vulgaris* mit völlig einheitlichem Auge.

Fig. 21. Ein Facettenglied aus dem Dorsalauge von *Dilophus vulgaris* ♂. VII, 2, auf $^4/_5$ verkl.

Fig. 22. Querschnitte dazu in der den Buchstaben entsprechenden Höhe. Imm., 1, auf $^4/_5$ verkl.

Fig. 23. Facettenglied aus dem Ventralauge des Männchens in gleicher Vergrößerung wie Fig. 21.

Fig. 24. Frontalschnitt durch den Kopf von *Dilophus vulgaris* ♂. III, 4, auf 1/2 verkleinert.

Fig. 25. Frontalschnitt durch den Kopf von *Dilophus vulgaris* ♀. III, 4, auf 1/2 verkleinert.

Fig. 26. Kopf des Männchens von *Simulium* spec.

Fig. 27. Frontalschrägschnitt durch den Kopf des Weibchens von *Simulium* spec. Die linke Hälfte ist mehr caudalwärts gelegen, wo das Facettenauge bereits im Verschwinden begriffen ist. Sie zeigt die Orientierung der beiden rudimentären Augenanlagen. III, 4, auf 3/4 verkl.

Fig. 28. Frontalschrägschnitt durch den Kopf von *Simulium* spec. ♂. S. Bem. zu Fig. 27. III, 4.

Fig. 29. Sagittalschnitt nahe der Mediane durch den Kopf des Männchens. III, 4, auf 1/2 verkl.

Tafel XXIV.

Fig. 30. *Simulium* spec. Ein Facettenglied aus dem Scheitelauge des Männchens. VII, 2, auf 2/3 verkl.

Fig. 31. Querschnitte dazu in der den Buchstaben entsprechenden Höhe. VII, 2,

Fig. 32. Facettenglieder aus dem Ventral- bzw. Weibchenauge. VII, 2., auf 2/3 verkl.

Fig. 33. Querschnitte dazu. VII, 2.

Fig. 34. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Chrysopilus auratus* ♂. III, 3, auf 1/2 verkleinert.

Fig. 35. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Ocydromia glabricula*. III, 3. auf 3/4 verkl.

Fig. 36. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Bicellaria spuria* ♀. III, 4, auf 3/4 verkl.

Fig. 37. Querschnitte durch Facettenglieder des Dorsalauges. *a*, in Höhe des dioptrischen Apparates; *b*, in Höhe der sieben Retinulakerne; *c*, in mittlerer Höhe; *d*, an der Basalmembran. Imm., 1.

Fig. 38. Querschnitte durch Facettenglieder des Dorsalauges von *Empis borealis* ♂. *a*, in Höhe der sieben Retinulakerne; *b*, an der Basalmembran. Imm., 1.

Fig. 39. *Hilara maura* ♂. Sagittalschnitt. III, 4, auf 3/4 verkl.

Tafel XXV.

Fig. 40. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Syneches muscarius*. III, 3, auf 3/4 verkleinert.

Fig. 41. Querschnitt durch Facettenglieder von *Syneches muscarius*. *a*, in Höhe des dioptr. Apparates (die Nebenpigmentzellen ohne Pigment!); *b*, in Höhe der sieben Retinulakerne; *c*, in mittlerer Höhe; *d*, an der Basalmembran Imm., 1.

Fig. 42. Kopf von *Syneches muscarius*. Die durch die Einbuchtung der Augenumrißlinie in Höhe der Fühlerwurzeln markierte Trennung beider Augenteile ist für die Empiden charakteristisch.

Fig. 43. Vorderansicht des Kopfes von *Laphria flava*. Das Augenmittelfeld ist gröber facettiert.

Fig. 44. Sagittalschnitt davon. III, 1, auf $^1/_2$ verkl.

Fig. 45. Ein Facettenglied aus dem Augenmittelfeld. V, 4, auf $^1/_2$ verkl.

Fig. 46. Querschnitte dazu in der den Buchstaben entsprechenden Höhe. Bei * zwischen *b* u. *c* die Grenze der dorsalen und ventralen Augenhälfte, erkennbar durch die völlig entgegengesetzte Anordnung z. B. der siebenten Retinulazelle. V, 4, auf $^3/_4$ verkleinert.

Fig. 47. Facettenglied aus der ventralen Augenpartie in gleicher Vergrößerung wie Fig. 45.

Fig. 48. Querschnitt dazu in gleicher Vergrößerung wie Fig. 46.

Fig. 49. Facettenglieder aus der dorsalen Augenpartie in gleicher Vergr. wie Fig. 45 u. 47.

Fig. 50. Querschnitt dazu in gleicher Vergr. wie Fig. 46 u. 48.

Fig. 51. Querschnitt durch ein Facettenglied von *Dasypogon teutonus* in Höhe der Basalmembran, zeigt die strahlige Anordnung des Retinapigmentes. VII, 1, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 52. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Chrysogaster cemeteriorum* ♂. III, 1, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 53. Drei Facettenglieder davon, das linke an der Stelle getroffen, wo es durch seitliche Plasmafortsätze mit den benachbarten in Verbindung tritt, daher so breit erscheinend. VII, 1, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 54. Querschnitte von *Syrphus ribesii* in der den Buchstaben in Fig. 53 entsprechenden Höhe geführt. VII, 1.

Fig. 55. Rudimentäre Augenanlage von *Chloromyia formosa*. Imm., 1. auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 56. *Calliphora erythrocephala*, drei Nervenknoten des äußeren Opticusganglions. VII, 3, auf $^3/_4$ verkl.

Fig. 57—59. Querschnitte durch Nervenknoten des äußeren Opticusganglions von *Bibio laniger* (Fig. 57; Imm., 1, auf $^3/_4$ verkl.), *Chrysops rufipes* (Fig. 58; Imm., 4), *Syrphus ribesii* (Fig. 59; Imm., 3, auf $^3/_4$ verkl.).

Fig. 60. *Musca domestica*. Verteilung der Retinulafasern auf verschiedene Nervenknoten. Imm., 1, auf $^1/_2$ verkl.

Zur Entwicklungsgeschichte des Cysticercus longicollis Rud.

Von

Hans Gläser.

(Aus dem zoologischen Institut München.)

Mit Tafel XXVI, XXVII, und einer Figur im Text.

Am Schlusse seiner Untersuchung über die Entwicklung der *Echinococcus*-Köpfchen spricht GOLDSCHMIDT (8) den Wunsch aus, es möchte die Entwicklung des Cestodenrostellums bei solchen Formen erforscht werden, »bei denen der Bulbus mit seiner Muskulatur den wesentlichsten Teil des Rostellums bildet«. Derartige Arbeiten sind im allgemeinen mit der Schwierigkeit verbunden, das dazu nötige Material in genügender Menge zu beschaffen. Da bot sich nun mir ein sehr günstiges Objekt in dem *Cysticercus longicollis*, der bekanntlich einer Vermehrung durch Knospung an seinem Hinterende fähig ist. Ein damit infiziertes Tier bietet daher alle Entwicklungsstadien von der jüngsten bis zur ausgebildeten Finne auf einmal, und zwar in solcher Anzahl, daß meist ein einziges Wirtstier das Material für die Untersuchung zu liefern imstande ist. Um so mehr ist es zu verwundern, daß wir noch keine Darstellung von der Ausbildung des Kopfabschnittes unsres *Cysticercus* besitzen. Nur BRAUN (4) äußert einmal die Absicht, dies zu tun. Bei seinen Fütterungsversuchen mit Oncosphären der *Taenia crassiceps* spricht er von fünf infizierten Mäusen, die »das Material für eine genauere Untersuchung der Entwicklung des *Cysticercus longicollis* abgeben« sollten; aber die Arbeit ist aus irgendwelchen Gründen nicht vorgenommen worden. Und so besitzen wir eine zusammenhängende Darstellung der Entwicklung des Kopfzapfens nur vom *Cysticercus pisiformis* (LEUCKART [9]), von der *Taenia cucumerina* (GRASSI und ROVELLI) und vom *Echinococcus* (GOLDSCHMIDT [8]). Die später erschienenen Arbeiten von BARTELS (1) über den *Cysticercus fasciolaris* und von SCHAAF (13) über die Cysticerken der *Taenia serrata*, *T. marginata*, *T. saginata* und *T. solium* geben nur Ausschnitte aus der Entwicklungsgeschichte.

Ein günstiger Zufall gab mir Gelegenheit, die Untersuchung GOLDSCHMIDTS an dem besonders geeigneten *Cysticercus longicollis* fortzusetzen. Am 1. Mai wurde Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. RICHARD HERTWIG eine Wühlmaus (*Arvicola amphibius* Desm.) gebracht, deren Leibeshöhle mit einer schleimig-körnigen Masse erfüllt war. Da sich bei näherem Zusehen herausstellte, daß es sich um Finnen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung handelte, so übergab mir Herr Prof. HERTWIG das reiche Material zur genaueren Untersuchung, über deren Resultate ich im folgenden berichten werde.

Ich nehme die Gelegenheit wahr, für die Überlassung des wertvollen Materials Herrn Prof. HERTWIG meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich ihm und Herrn Privatdozent Dr. GOLDSCHMIDT zu großem Dank verpflichtet für das lebhafte Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten und für manche wertvolle Förderung, die sie mir dabei erwiesen.

Material, Name, Untersuchungsmethoden.

Die Finnen waren zum weitaus größten Teil frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit der Wühlmaus suspendiert, so daß man sie leicht mit einem Pinsel entfernen konnte. Anders lagen die Verhältnisse in der Brusthöhle. Hier fanden sich die Cysticerken nur in spärlicher Zahl, aber sie schienen festgewachsen zu sein. Ich traf sie an der Lunge, an der Außenseite des Herzbeutels, an der Wand der Brusthöhle und am Oesophagus. Um Aufschluß über die Art der Befestigung zu erhalten, fertigte ich Längsschnitte in der Sagittalebene der Cysticerken an. Sie ließen erkennen, daß das Innere der Organe des Wirtes frei von Parasiten war, und daß diese nur an ihrer Außenseite, an der Pleura, saßen. Sie hatten das erfaßte Stück teils in die Einstülpung des Kopfzapfens hineingezogen, teils auch war das Hinterende der Schwanzblase eingebuchtet und so ein saugnapfartiges Gebilde geschaffen, mit dem die Anheftung bewirkt wurde. Eine wesentliche Unterstützung stellen im zweiten Falle offenbar ringförmige Verdickungen der Cuticula der Finnenblase dar, die am Hinterende besonders stark hervortreten [1].

---

[1] Es ist möglich, daß die hier geschilderten Verhältnisse sekundärer Natur sind. Denn wegen ihrer geringen Anzahl bin ich auf die in der Brusthöhle befindlichen Tiere erst am zweiten Tage aufmerksam geworden. Es ist wohl denkbar

Beim Konservieren wurde ich auf einzelne Exemplare aufmerksam, die eigentümliche blasige Anhänge an dem der Einstülpung gegenüber liegenden Ende trugen. Diese Erscheinung und die starke Infektion machten eine Vermehrung der Finnen durch Knospung wahrscheinlich. Die Annahme wurde zur Gewißheit, nachdem ich die Arbeit von Bott (2): »Über einen durch Knospung sich vermehrenden *Cysticercus* aus dem Maulwurf« gelesen hatte. Bott hat seinen *Cysticercus* als eine Varietät von *Cysticercus longicollis* bestimmt. Schon die Ähnlichkeit der Lebensverhältnisse der Wirtstiere machte es wahrscheinlich, daß die vorliegende Finne mit der von Bott beschriebenen identisch sei. Dazu kamen die folgenden, in der Literatur beschriebenen Fälle von proliferierenden Cysticerken, die ebenfalls als *Cysticercus longicollis* bestimmt wurden. Bremser (6) fand zweimal in der Brusthöhle der Feldmaus freischwimmende Blasenwürmer, bei denen er zum Teil an der Schwanzblase junge Blasenschwänze heraushängen sah, die er schon als Knospen deutete. Seine Abbildungen in den »Icones helminthum« (7) zeigen große Ähnlichkeit mit den vorliegenden Finnen. Ein hiermit identischer Fund wurde von Bendz bei Cysticerken aus *Talpa europaea* mitgeteilt, ferner von Mehlis aus *Lemmus terrestris*. Braun (3, 4, 5) beschreibt einen proliferierenden *Cysticercus* aus dem Ziesel. Er hat auch Fütterungsversuche angestellt und gefunden — was ja schon Leuckart auf demselben Wege festgestellt und Krabbe wegen der Übereinstimmung in der Bewaffnung bestätigt hatte —, daß der *Cysticercus longicollis* zur *Taenia crassiceps* der Füchse gehört. Infektionen von jungen weißen Mäusen mit Oncosphären aus einem alten Fuchse ließen erkennen, daß alle in einer Maus gefundenen Exemplare des *Cysticercus longicollis* von einer einzigen Oncosphäre abstammen können.

Die Zahl der Haken von *Taenia crassiceps* beträgt nach Leuckart (9) 16—17 Paar; Finnen aus dem Bremserschen Fund zeigten 16 oder 19 Paar; ich selbst fand in vier Fällen 17, in einem 18 Paar. Hieraus und aus dem Phänomen der Knospung geht wohl sicher hervor, daß es sich um *Cysticercus longicollis* handelt.

Da Bott für seine Finne 12, seltener 14 Paar Haken angibt, so ist sicher, daß dies eine Varietät des *Cysticercus longicollis* war.

Die Tiere wurden zum Teil in Pikrinessigsäure, Sublimat, Chromosmiumsäure und Formol konserviert. Die besten Resultate gaben Sublimat und Formol; letzteres besonders erhielt die Gewebe in vorzüglichem Zustand, während Chromosmiumsäure wegen der eintretenden

---

daß die Finnen sich erst infolge des durch Verdunstung entstandenen Flüssigkeitsmangels festgeheftet haben.

starken Schwärzung der Objekte ein Nachfärben der Schnitte nur mit Eisenhämatoxylin zuließ.

Die Hoffnung, schon am Totalpräparat alle Stufen der Entwicklung verfolgen zu können, erwies sich als irrig. Deshalb wandte ich die Schnittmethode an. Schnitte von 10 und 7,5 μ genügten, um über alle Fragen die wünschenswerte Klarheit zu verschaffen. Die Objekte wurden mit Boraxkarmin vorgefärbt und stark mit Salzsäurealkohol differenziert. Dann tritt nach dem Einbetten der Kopfzapfen deutlich hervor und gestattet ein sicheres Orientieren. Für das Nachfärben der Schnitte gab Hämatoxylin nach DELAFIELD in Verbindung mit Eosin sehr brauchbare Resultate. Die WEIGERT-VAN GIESON-Färbung erwies sich wegen der dichten Lagerung der Kerne und der dadurch entstehenden Verschwommenheit der Bilder als unbrauchbar.

Es empfahl sich, die Schwanzblase schon vor dem Übertragen in Boraxkarmin anzustechen, da nur so eine Schrumpfung vermieden wurde. Auch das Einbetten in Benzol- statt Xylolparaffin leistete in dieser Hinsicht gute Dienste.

Spezielle Entwicklungsgeschichte.

1. Von den ersten Entwicklungsvorgängen bis zum Rostellarkegel.

Ich will zunächst, um den Entwicklungscyclus möglichst vollständig zu gestalten, die Darstellung vorausschicken, die BOTT von der Knospenbildung gibt. Danach ist das erste, was man hiervon wahrnimmt, eine Verdickung der Blasenwand um das Zwei- bis Dreifache ihres gewöhnlichen Maßes. Die verdickte Stelle, welche wir die Knospungszone nennen wollen, liegt am Hinterende der Blase, gegenüber der Scolexanlage und wird hervorgebracht durch Vermehrung der Parenchymzellen und der Grundsubstanz. Hand in Hand damit geht eine reichere Ausbildung des Wassergefäßsystems und eine Vermehrung der Längsmuskeln. Am auffallendsten ist die Vermehrung des Parenchyms zwischen den Ring- und Längsmuskeln. Die Verdickung ist jedoch keine gleichmäßige, sondern es entstehen Leisten, größere und kleinere, breitere und schmälere, die nach dem Knospungscentrum hin im allgemeinen an Höhe zunehmen. Erst wenn die Falten höher sind, treten in ihnen Parenchymzellen auf. Die Leisten sind der Ausgangspunkt der Knospung: aus ihnen treten stärkere Papillen hervor, die allmählich zu kugeligen Körperchen heranwachsen. Die jungen Knospen sind anfangs ganz solid; ihr Wassergefäßsystem ist eine Abzweigung von dem der Mutterblase. Ebenso gehen die Ringmuskelfasern aus der Mutter- in die Tochterblase über; die Längsmuskeln werden neu gebildet, wenn die Blase anfängt hohl zu werden. Dies geschieht, indem sich in ihrem Innern Flüssigkeit ansammelt, die das Parenchym nach außen drängt.

An dieses Endstadium der Knospenbildung schließt sich die erste Figur, die ich gebe, unmittelbar an. Man sieht, wie die Parenchymzellen noch einen Teil der Blase erfüllen (es ist der Teil, an dem sich die Kopfanlage bemerkbar macht). Wahrscheinlich wird durch das allmähliche Vorrücken der Blasenflüssigkeit von dem einen Ende aus — und zwar ist es das an die Mutterblase angrenzende Ende — der Prozeß unterstützt, der die Kopfbildung einleitet. Er besteht in einer lebhaften Zellvermehrung an dem einen Ende der Blase, so daß hier die Wand verdickt erscheint. Die Zellen zeigen auch hier noch keine Besonderheit, es sind die gewöhnlichen, in eine homogene Grundsubstanz eingelagerten Parenchymzellen. An Muskeln ließen sich nur die Ringmuskelfasern nachweisen, was ja auch mit der oben angeführten Beobachtung Botts übereinstimmt. Vom Receptaculum ist nichts zu bemerken. Die weitere Ausbildung des Kopfzapfens zeigt Fig. 2. Die Zellwucherung ist größer geworden und zeigt jetzt die typische Form eines »Meniscus« (Leuckart). Eine dichtere Anhäufung der Zellen im Centrum des Zapfens, wie sie Bartels bei *Cysticercus fasciolaris* beschreibt, habe ich nicht wahrnehmen können. Ich glaube auch nicht, daß dort ein Wachstumsmittelpunkt liegt, sondern daß die Vermehrung der Zellen vom Blasenrand nach innen erfolgt. Dafür spricht die reihenweise Anordnung der Zellen in Bögen, deren Konkavität nach der Peripherie der Blase liegt. Der solide Zapfen ist gegen den Hohlraum der Blase scharf abgesetzt durch eine Lage feiner Fasern, die meist leicht geschlängelt sind und ein dichtes Flechtwerk bilden: das Receptaculum Leuckarts. Es kehrt von jetzt ab in allen Stadien wieder und umschließt haubenartig den Kopfzapfen. Das Innere der Blase ist von einem Netz feiner Fäden durchsetzt, an denen nirgends Kerne nachzuweisen sind. Auch auf diesem Stadium habe ich noch keine Längsmuskelfasern nachweisen können.

Die Figur läßt noch den Anfang eines neuen Prozesses erkennen, nämlich die Einstülpung der Außenfläche an der Stelle, wo sich die zapfenartige Zellwucherung im Innern der Blase gebildet hat. Die Blasen zeigen in diesem Alter gewöhnlich das von der Anheftungsstelle an der Mutterblase abgewandte Ende zu einer Spitze ausgezogen. Auch die in Fig. 2 vorliegende war anfangs so gestaltet. Durch die Einsenkung ins Innere ist eine starke Abflachung eingetreten, und nur noch die äußerste Erhebung der Spitze ragt aus einer leichten Ringfurche hervor. Schließlich wird auch diese Spitze nach innen gestülpt, und wir bekommen ein Bild wie es Fig. 3 zeigt. Der ursprünglich solide Zapfen ist durch die fortschreitende Einsenkung der Außenfläche zur »Hohlknospe« geworden, die mit dem weiteren Wachstum ihren Hohlraum vertieft und zugleich dessen unteres Ende erweitert, so daß das ganze Gebilde schließlich die Form eines Klöppels annimmt. Inzwischen sind auch die Längsmuskelfasern aufgetreten und ziehen als feine Kontur im Innern der Punktreihe der Ringfasern hin. Ferner beginnen die Zellen der äußersten Schicht der Blase sich in die Länge zu strecken und nehmen, indem sie sich senkrecht zur Cuticula stellen, die typische Form und Lage der Subcuticularzellen an.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung beginnt der Boden der Hohlknospe sich in die Höhe zu wölben (Fig. 4). Die Zellen stellen sich dabei in der Wachstumsrichtung ein und strecken sich in die Länge, wie das besonders schön Fig. 6 zeigt. Schließlich finden wir die Hohlknospe schlauchförmig ins Innere der Blase hängend, an ihrem unteren, erweiterten Ende erhebt sich ein ziemlich großes, kegelförmiges Gebilde, das wir »Rostellarkegel« nennen wollen, da sich aus ihm die Hauptmasse des Rostellums bildet.

Die weiteren Veränderungen der Kopfanlage beziehen sich nur noch auf den schlauchförmigen Abschnitt und auf den Rostellarkegel. Indem sich dieser in der Mitte verdickt, nimmt der Längsschnitt zunächst die Gestalt eines Fünfecks an (Fig. 6) und wird schließlich einem Rhombus ähnlich (Fig. 7), d. h. plastisch ausgedrückt: der anfangs einfache Kegel hat sich in einen Doppelkegel verwandelt. Die Wachstumsrichtung läßt sich wieder sehr gut an der Aufreihung der Zellen in Fig. 6 verfolgen.

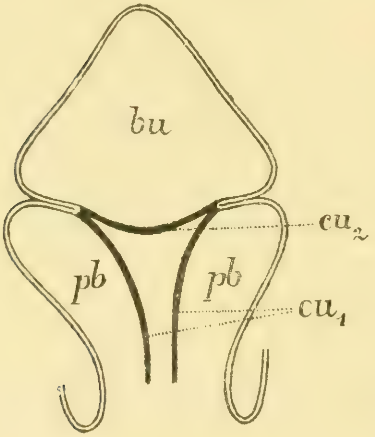
Der schlauchförmige Abschnitt ist inzwischen bedeutend in die Länge gewachsen, zugleich ist eine beträchtliche Krümmung erfolgt (Fig. 8). Und zwar stellt sie sich dar als eine doppelte, in zwei aufeinander senkrechten Ebenen, so daß der Doppelkegel nicht mit dem Zwischenstück in einer Fläche liegt. In das entstehende Knie wuchert die Fasermasse des Receptaculums ein, oder richtiger gesagt: durch diese Wucherung wird das Zwischenstück gezwungen, die beschriebene Form anzunehmen. Durch dieses Verhalten unterscheidet sich der *Cysticercus longicollis* von den von Schaaf beschriebenen Cysticerken, bei denen die Krümmung des Zwischenstückes erst nach Ausbildung des typischen Kopfes erfolgt. Auch gegenüber dem von Bott beschriebenen *Cysticercus* bedeutet dieses Verhalten einen beachtenswerten

Unterschied. Während dort der Kopfzapfen in der Regel gerade in den Blasenhohlraum hineingewachsen war und nur ausnahmsweise eine Knickung oder Biegung darbot, habe ich bei meinen Exemplaren diese Krümmung stets gefunden. Das weist neben der Verschiedenheit in der Anzahl der Haken darauf hin, daß Botts *Cysticercus* eine andre Varietät des *Cysticercus longicollis* war.

Dem weiteren Wachstum des Zwischenstückes setzt das Receptaculum einen bedeutenden Widerstand entgegen und zwingt es, sich in Falten zu legen, so daß die fertige Finne das in Fig. 13 abgebildete charakteristische Aussehen hat.

2. Die Entwicklung des Rostellums.

Die oben beschriebene Umbildung des Rostellarkegels in einen Doppelkegel stellt die Vorbereitung für eine Umlagerung in ihm dar. Denn — um das gleich vorauszunehmen — die Spitze (*bu* Fig. 7) wird zum Bulbus und sinkt in die Tiefe, während die Basis (*pb*) sich als präbulbares Scheitelfeld darüber lagert. An der am weitesten ausgebuchteten Stelle stülpt sich die Cuticula ein Stück ein (s. Textfigur), und die Wandungen der Einstülpung legen sich dicht aneinander, so daß der Eindruck eines einheitlichen Blattes erzeugt wird. An seiner inneren Grenze nehmen zwei cuticulare Grenzlamellen ihren Ursprung, die offenbar durch histologische Differenzierung entstehen. Die eine (cu_1) schneidet trichterförmig in den basalen Abschnitt des Doppelkegels ein, die andre (cu_2) grenzt seine obere Hälfte ab. Der Doppelkegel wird also in zwei einfache Kegel zerlegt: der obere ist der zukünftige Bulbus (*bu*), der untere stellt einen Trichter mit dicken Wandungen dar (*pb*), dessen Inneres mit einer Masse erfüllt ist, die viel weniger Kerne zeigt als die Umgebung. Das ist wohl bedingt durch einen Zug, der die Basis des Doppelkegels zu verbreitern trachtet. Die Wirkung hiervon zeigen die Fig. 12 und Fig. 9, Taf. XXVI. Das an der Spitze abgegrenzte Stück, der Bulbus (*bu*), wird in die Tiefe gesenkt, und so stark ist der Zug, der das bewirkt, daß die seitlichen Partien dabei umgebogen



werden. Zugleich mit dem Einsinken erfolgt eine beträchtliche Abflachung des Bulbus. Man kann das Schritt für Schritt auf den Fig. 12, 9 und 10 verfolgen. Man sieht auch, wie der Längendurchmesser größer wird, so daß die äußersten Grenzen des Bulbus, dessen umgebogene Randpartien sich wieder zurückgelegt haben, in Fig. 11 schon unter die Haken zu liegen kommen. Das präbulbare Scheitelfeld scheint sich ziemlich fest an die obere Fläche des Bulbus zu drücken und dadurch die Abflachung zu bedingen.

Betrachten wir das in Fig. 10 abgebildete Stadium etwas genauer! Die Wände des präbulbaren Scheitelfeldes haben sich gegenseitig so weit genähert, daß sie in ihrer Mitte nur noch einen engen Kanal (*cc*) frei lassen, den ich der Kürze halber »Centralkanal« nennen will. Durch ihn gelangt man direkt an den Bulbus. Eine vereinzelte Bemerkung von MONIEZ (10), die sich auf den *Cysticercus* der *Taenia crassiceps* (= *Cysticercus longicollis*) bezieht, mag wohl an einer so weit entwickelten Finne gemacht worden sein. MONIEZ schreibt: »Une particularité intéressante de ce cysticerque est l'existence d'un tube renflé, s'ouvrant par un pore au sommet de la tête.« Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß dieser »tube renflé« unser Centralkanal ist.

Wir haben nur noch einen kleinen Schritt bis zum fertig entwickelten Rostellum. Zunächst verschmilzt die Cuticula der Vorderwand des Bulbus mit der sich daranlegenden des präbulbaren Scheitelfeldes. Dann erfolgt der Verschluß des Centralkanals. In Fig. 10 sehen wir an seinem oberen Ende eine eigentümlich wabenartige Struktur des präbulbaren Scheitelfeldes. Es macht den Eindruck, als sei hier die Cuticula in flüssigen Zustand übergeführt, und so wird uns auch die Verlötung verständlich. An der ganzen Innenfläche des Centralkanals zeigt übrigens die Cuticula ein verändertes Aussehen: sie erscheint fein gekörnelt. Und dasselbe Bild bietet der kleine Kegel, der von der Vorderfläche des Bulbus in den Centralkanal hineinragt und wohl dessen Verschluß von unten her vorbereitet.

In Fig. 11 ist der Centralkanal verschlossen. Der Bulbus hat sich noch mehr in die Länge gestreckt, so daß er bis an die äußeren Wurzelfortsätze der großen Haken reicht. Nun treten zwei Fasersysteme in ihm auf: Vertikalfasern, die den ganzen Bulbus durchsetzen, und Radiärfasern in den seitlichen Partien. Sie sollen weiter unten näher beschrieben werden. Ebenso das Muskelpolster, das als eine Abzweigung der inneren Längsmuskeln sich anlegt.

Inzwischen nimmt das präbulbare Scheitelfeld an Umfang zu, bis schließlich der Raum zwischen den Haken in seiner ganzen

Ausdehnung von Zellen erfüllt ist. Damit haben wir die vollkommen ausgebildete Finne vor uns, wie sie in Fig. 13, Taf. XXVII dargestellt ist.

Die Entwicklung der Haken hat sich nicht als so einfach erwiesen, wie es LEUCKART (9) darstellt. Danach ist »das erste, was man an der Stelle des späteren Hakenkranzes in der Tiefe der flaschenförmigen Kopfhöhle wahrnimmt, ein ziemlich breiter, ringförmiger Saum von kleinen Spitzen und Härchen, die mit ihrer Basis auf der Epidermoidalauskleidung des Hohlraumes aufsitzen und als lokale Entwicklungen derselben betrachtet werden dürfen. Die meisten dieser Spitzen bleiben freilich schon frühe in ihrer Bildung zurück; nur die untersten durchlaufen eine weitere Metamorphose: sie wachsen und verwandeln sich dabei allmählich in einen Kranz von konischen Krallen, die sich schon nach kurzer Zeit als die sichelförmig gekrümmten freien Enden der späteren Haken erkennen lassen. Die Stelle, der diese Haken eingepflanzt sind, liegt übrigens nicht genau in derselben Ebene mit den angrenzenden Teilen, sondern bildet einen ringförmigen .... Wulst, der diaphragmenartig von der Wand der Höhle in das Innere derselben vorspringt.... Die Krallen haben anfangs alle so ziemlich dieselbe gleichförmige Bildung. Sie erscheinen als hohle dünnhäutige Kegel, die in ähnlicher Weise wie die Hörner der Antilopen auf dem Knochenfortsatze des Stirnbeins, so auf einer konischen Verlängerung der Epidermis aufsitzen.... Im Gegensatz zu den späteren Haken sind diese Krallen nicht bloß äußerst dünnhäutig, sondern anfangs auch so zart, daß schon ein leiser Druck, ja sogar eine längere Berührung mit Wasser genügt, sie in der mannigfaltigsten Weise zu verunstalten.... Erst .... nachdem die Krallen zu der Größe der späteren Sicheln ausgewachsen sind, beginnt die Verdickung der Krallenwand, und zwar durch Auflagerung an der inneren Fläche .... aber nicht etwa in ununterbrochenen Schichten .... sondern in unregelmäßigen Längsstreifen nebeneinander, wie man aus dem eigentümlichen streifigen Aussehen der sonst ganz homogenen und strukturlosen Krallenwand abnehmen darf.... Die kleinen Spitzen oder Härchen, die sich früher im Umkreise des Hakenkranzes beobachten ließen und teilweise gleichfalls zu hohlen Scheiden auswuchsen, sind während der Ausbildung der Haken allmählich wieder verloren gegangen.«

Diese Darstellung deckt sich nur zum Teil mit den sehr komplizierten Vorgängen der Hakenbildung. Wir finden die ersten Anlagen des späteren Hakenkranzes auf dem Stadium, das in Fig. 7 abgebildet ist: der vordere Teil des Doppelkegels ist als der spätere Bulbus abgegrenzt, der hintere schickt sich an, ihn zu überlagern, wie das oben beschrieben wurde. Zu dieser Zeit ist die Cuticula der Ringfurche, die den Rostellarkegel umzieht, dicht besetzt mit kleinen Haken, die sich als Cuticularbildungen erweisen. Eine Besonderheit zeigt die Cuticula in dieser Gegend und damit die von ihr gebildeten Häkchen insofern, als sie sich mit Hämatoxylin stark färben, so daß schon dadurch die Umgestaltung dieses Teiles besonders in die Augen fällt. Die Haken sind von sehr verschiedener Größe, und zwar sitzen die größten am Grunde der Furche, von hier aus nach oben zu nehmen sie allmählich an Größe ab, um endlich in der Cuticula zu verstreichen. Die Grenze bildet auf der einen Seite die Spitze des Ringwulstes um den Rostellarkegel, und auf der andern ist es die Einsenkung, die den Bulbus vom Unterteil des Rostellarkegels trennt. Nur einmal schien es mir, als trüge auch der obere Abschnitt des Doppelkegels, also der spätere Bulbus, feine Häkchen, doch kann ich das nicht mit Sicherheit behaupten. Jedenfalls wären sie, wenn es sich tatsächlich so verhielte, hier in viel geringerer Anzahl vorhanden, während sie am Grund der Furche bis zum Verstreichen an den beiden Enden sehr dicht stehen. Die meisten der Häkchen haben eine sehr kurze Lebensdauer. Nur die auf dem Grunde der Falte sitzenden bleiben erhalten und wachsen zu den endgültigen Haken aus. Den ersten Schritt hierzu zeigen die Fig. 12 und 9. Die Haken färben sich auch jetzt noch intensiv mit Hämatoxylin; sie stellen sich dar als die »hohlen, dünnhäutigen Kegel«, von denen Leuckart spricht. Immer sind sie mehr oder minder geschrumpft, und da die Schrumpfung sich auch auf den Basalteil erstreckt, so kann man schon daraus schließen, daß eine »konische Verlängerung der Epidermis«, ähnlich dem Stirnzapfen der Cavicornier, nicht vorhanden ist. Zudem setzt sich oft die Cuticula sehr scharf von dem darauf sitzenden Haken ab (Fig. 9). Während die Haken allmählich zu Sicheln heranwachsen, bietet die Cuticula und Subcuticula in ihrer Nachbarschaft ein merkwürdiges Aussehen. Zunächst verdickt sich die Subcuticularschicht ziemlich bedeutend, so daß der Wulst um den Rostellarkegel noch stärker hervortritt. Dabei nimmt sie eine feinvacuoläre Struktur an (Fig. 9), die offenbar durch starke Flüssigkeitsaufnahme bedingt ist. Auch die Cuticula (*cv*) beginnt sich zu verdicken; an ihrer Oberfläche zeigt sie große Vacuolen, die mit einem feinen Gerinnsel erfüllt sind (Fig. 12 und 9). Am Ende dieses Prozesses finden wir die Subcuticula unter den Sichelfortsätzen der Haken sehr stark verdickt, so daß sie in Form eines Ringwulstes vorspringt (Fig. 10). Die Cuticula ist ganz bedeutend in die Höhe gewuchert und umscheidet die Haken in ihrer ganzen Ausdehnung. Sie färbt sich besonders stark an der Übergangsstelle in die gewöhnliche dünne Cuticula, und dort enthält sie auch eigentümliche runde Körper (*s*), die von Boraxkarmin, Delafieldschem Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin intensiv gefärbt werden. Die größten sind oft von einem helleren Hof umgeben, der ein fein gekörneltes Aussehen darbietet. Das hat mich auch anfangs dazu geführt, in ihnen Zellen zu erblicken. Doch hat sich das als irrig herausgestellt, besonders wegen ihrer ganz verschiedenen Größe, die größten Schollen liegen nämlich nach außen zu, nach innen werden sie immer kleiner, bis sie zuletzt in ganz feine Körnchen übergehen und sich der Wahrnehmung entziehen. Über die Natur dieser Gebilde weiß ich nichts zu sagen; ebenso ist man zur Erklärung der auffälligen Cuticularverdickung auf Vermutungen angewiesen. Sicher steht dieser Prozeß in Beziehung zur Bildung der Haken, denn nur in ihrer Nähe wird die Cuticula modifiziert. Sollte man in dem Vorgang die Ausbildung einer Hohlform erblicken, in die die weichen, noch bildungsfähigen Haken hineingedrückt werden, um ihre typische Gestalt zu erhalten? Die Haken selbst zeigen auf diesem Stadium gegen früher zwei Unterschiede: einmal färben sie sich nicht mehr, und dann haben sie jetzt ein fein gestreiftes Aussehen bekommen. Auf das erste möchte ich keinen Wert legen, da sich ähnliche Vorkommnisse auch sonst finden. Das zweite findet seine Erklärung wohl darin, daß die Wandung der Haken verdickt ist. Und zwar möchte ich im Gegensatz zu Leuckart annehmen, daß die Auflagerung dabei auf der Außenseite erfolgt. Sie wird anscheinend durch die verdickte Cuticula besorgt. Ich schließe das aus folgenden Tatsachen. Auf Fig. 10 sehen wir am Grunde der Haken eigenartige Waben, die sich ebenso färben wie die Cuticula und wohl verflüssigte Cuticularsubstanz darstellen. Ähnliche Bildungen finden sich auch noch auf Fig. 14, und zwar sind sie auch hier in dem Bereich, den früher die verdickte Cuticula einnahm. In Fig. 11 zeigt die Cuticularverdickung (*cv*) eine feinvacuoläre Struktur, die wohl eine Änderung ihres Aggregatzustandes bedeutet. Ich habe schon oben erwähnt, daß sich Aufbau und Abbau der Cuticula stets unter gleichzeitigem Auftreten derartiger Vacuolen vollziehen (s. Verschluß des Centralkanals über dem Bulbus und beginnende Verdickung der Cuticula). Es scheint also dabei die Cuticula in flüssigen Zustand übergeführt zu werden. Und ähnlich mag es hier sein. Für die Annahme spricht die Erscheinung, daß die Hakenwandung auf Fig. 10 in der Nähe dieser Vacuolen, also die Fußplatte, schon sehr stark verdickt ist, während die Auflagerung an der übrigen Oberfläche wohl eben erst eingesetzt hat. So erklärt sich dann auch das Verschwinden der beträchtlichen Cuticularbildungen, wie sie noch die Fig. 10 und 11 zeigen, bis auf die wenigen Vacuolen, die man auf Fig. 14 sieht. Leuckart gibt an, daß die Verdickung der Krallenwand durch Auflagerung an der inneren Fläche erfolgt, und zwar »erst nachdem die Krallen zu der Größe der späteren Sicheln herangewachsen sind«. Das läßt sich nicht aufrecht erhalten. Ein Vergleich der Hakenformen in den Fig. 10 und 11 lehrt, daß die Haken bei Beginn der Wandverdickung noch nicht ihre typische Gestalt haben; die Fußplatte ist in Fig. 10 noch in sehr unvollkommenem Zustand. Außerdem besteht ein beträchtlicher Größenunterschied zwischen den Haken der beiden Stadien.

Gehen wir zur Ausbildung der Saugnäpfe über! Wir finden darüber bei Leuckart folgendes: »Die ersten Anlagen derselben erscheinen ungefähr zu jener Zeit, in der sich die Krallen am Grunde der Kopfhöhle mit Bestimmtheit als die Sichelhälften des späteren Hakenkranzes erkennen lassen. Um diese Zeit bemerkt man oberhalb der Krallenspitzen, da, wo der bauchige Hohlraum im Innern der Kopfanlage sich am weitesten erweitert, vier halbkugelförmige Aussackungen, gewissermaßen vier Nebenhöhlen, die mit ihrem blinden Ende nach außen in die Wand des Kopfzapfens hineinragen und in gleichen Abständen, kreuzweise einander gegenüber liegen. Der Innenraum dieser Seitentaschen, der durch eine weite Öffnung mit der centralen Kopfhöhle zusammenhängt, wird von der gemeinschaftlichen Epidermoidallage ausgekleidet und trägt anfangs auch dieselben kleinen Spitzen und Härchen, die sich im Umkreis des Hakenkranzes eine Zeitlang beobachten lassen. . . . Schon nach wenigen Tagen nimmt das Parenchym, das diese Taschen zunächst umgibt, eine eigentümliche Struktur an; es setzt sich mit scharfer Grenze gegen die übrige Masse des Kopfzapfens ab und verwandelt sich in eine Muskellage. Eine jede Tasche trägt jetzt eine dicke Hülle, die das blinde Ende derselben kappenförmig umgibt und die bekannte Muskelwand des späteren Saugnapfes darstellt.« Diese Beschreibung deckt sich nicht ganz mit den Bildern, die ich durch meine Schnitte erhielt. Die ersten Anfänge der Saugnapfbildung zeigen sich schon früher als Leuckart angibt. Wenn der Rostellarkegel sich in den Doppelkegel umbildet, so beginnt sich die Wand der Hohlknospe etwa in der Höhe der Spitze des Kegels einzubuchten, wie Fig. 6 zeigt. Die Einstülpung schreitet weiter fort, aber nicht in der Senkrechten zur Achse des Kopfzapfens, sondern es ergibt sich schließlich eine schräg nach außen und unten gerichtete Ringfurche, die dazu leicht gekrümmt ist (Fig. 7). Am Grunde dieser Furche entstehen die Saugnäpfe paarweise einander gegenüber. Der Boden bildet durch Erweiterung seines Lumens die spätere Außenseite des Saugnapfes in seiner typischen Gestalt. Indem gleichzeitig eine feine Kontur halbkreisförmig um die eben beschriebene Stelle zieht, erfolgt die Abgrenzung des Saugnapfes von der übrigen Kopfanlage. Das Parenchym zeigt noch keine Unterschiede gegenüber der Umgebung, außer daß die Zellen dichter liegen. Bald aber beginnen sie sich in Linien einzustellen, die den Radien des Kreises entsprechen; in derselben Richtung treten dann die Muskelfasern auf, und wir haben bald den ausgebildeten Saugnapf vor uns. Einen Besatz der Cuticula mit kleinen Spitzen und Härchen, wie ihn Leuckart schildert, habe ich bei meinem Objekt nie nachweisen können; vielmehr hört dieser schon auf der Spitze des Ringwulstes um den Rostellarkegel auf.

3. Das ausgebildete Rostellum.

Meines Wissens gibt es noch keine genaue Beschreibung des Rostellums der *Taenia crassiceps*. Es ist daher wohl angebracht, wenn ich eine ausführliche Darstellung davon gebe, wie es sich auf dem Finnenstadium zeigt.

Wir können auch hier die beiden zuerst von Nitsche (11) unterschiedenen Teile des Rostellums feststellen, das sogenannte elastische Kissen und das Muskelpolster. Ich habe bisher mit Absicht die Bezeichnung »elastisches Kissen« vermieden, da sie falsche Vorstellungen erwecken könnte. Nitsche meinte, daß alle Gestaltsveränderungen des Rostellums allein durch das Muskelpolster hervorgebracht würden; ich habe jedoch ganz sichere Beweise, daß der »Bulbus« (wie ich an Stelle von »elastischem Kissen« sagen möchte) ein Muskelkomplex ist, daß er also keineswegs passiv durch seine Elasticität als Antagonist des Muskelpolsters wirkt, sondern aktiv Gestaltsveränderungen ausführt.

Fig. 14 stellt den Bulbus (*bu*) und das darunterliegende Muskelpolster (*m*) in einem Sagittalschnitt dar. Am Hinterrand des Bulbus ziehen von der Mitte nach den Rändern sehr feine und dicht aneinander gelagerte Fasern (*r*) entlang. Sie sind so zart und schließen so fest aneinander, daß man nur mit starken Vergrößerungen die einzelnen Bestandteile erkennen kann. In ihnen erkennen wir die »Radiärfasern« Nitsches, da sie sich nur in den hinteren und seitlichen Teilen finden. Außer ihnen treffen wir noch Fasern, die von der Vorder- nach der Hinterfläche ziehen und im allgemeinen einander parallel laufen, die »Vertikalfasern« (*v*). Sie sind dicker als die vorigen, sind viel lockerer angeordnet und gruppieren sich gern in losen Bündeln.

An der Hinterfläche des Bulbus fahren sie pinselförmig auseinander und enden knöpfchenförmig an der Cuticula. Damit äußern sie ihren Wert als Muskelfasern aufs deutlichste; und zwar müssen wir sie wohl den Dorsoventralfasern gleichsetzen, da sich nur bei ihnen ein gleiches Verhalten nachweisen läßt.

Nach Bartels soll beim *Cyсticercus fasciolaris* der Bulbus nicht aus einzelnen Fasern bestehen, sondern aus »Lamellen, die radiär um eine gedachte Achse desselben angeordnet sind«. Ich habe daraufhin den Bulbus meines Objekts auf Querschnitten untersucht und gebe in Fig. 15 einen Teil davon, der durch die inneren Wurzelfortsätze der großen Haken geht. Nach den Bildern, die Längsschnitte geben, müßten in der Peripherie die durchschnittenen Radiärfasern als feine Punkte erscheinen und die Vertikalfasern als Linien den ganzen Raum durchsetzen. Und so ist es in der Tat. Die Vertikalfasern (*v*) ziehen in radiärer Richtung von den Hakenquerschnitten bis an die Peripherie des Kreises. Und hier sieht man eine Strecke weit nach innen zwischen ihnen die aneinander gereihten Punkte der Radiärfasern (*r*), die durchaus nicht lamellenartig angeordnet sind. Auf Schnitten, die durch den untersten Teil des Bulbus (nahe über dem Muskelpolster) gehen, trifft man auch die Vertikalfasern nur als Punkte, und nie konnte ich eine radiäre Anordnung feststellen, wie das bei Lamellen sein müßte. Je näher die Schnitte den Hakenansätzen kommen, desto mehr ziehen sich die Punkte in Linien aus, bis sie schließlich den ganzen Bulbus durchsetzen. Man erkennt also deutlich, daß es sich um einzelne Fasern handelt und nicht um Lamellen. Da meine und Bartels' Längsschnitte sehr ähnlich sind (Bartels zeichnet sogar die Vertikalfasern noch lockerer geordnet als ich sie fand), so würde es mich wundern, wenn ein so großer Unterschied zwischen beiden Objekten bestehen sollte. Es müßte dann beim *Cysticercus fasciolaris* eine sehr ausgedehnte Bindesubstanz zwischen den einzelnen Fasern vorhanden sein, die aber nicht sonderlich günstig für die Contractilität des ganzen Komplexes wäre. Auch die Fig. 22 bei Bartels scheint mir den wahren Sachverhalt nicht darzustellen. Denn nach seinen Längsschnitten müßten die Radiärlamellen als dicht aneinander gereihte Punkte erscheinen; statt dessen zeichnet Bartels die Querschnitte von glatten Lamellen. Für den *Cysticercus longicollis* ergibt sich dasselbe Bild bei Betrachtung mit schwachen Vergrößerungen — Bartels' »Lamellen-Anordnung« bedarf daher wohl einer Nachprüfung.

Ebenso die feine Ringmuskellage unter der strukturlosen Membran des Bulbus vom *Cysticercus fasciolaris*. Da Bartels sie nur im hintersten

Abschnitt des Bulbus zeichnet, so möchte ich annehmen, daß er die knöpfchenförmigen Verdickungen der Vertikalfasern fälschlich für durchschnittene Muskelfasern gehalten hat, die mit schwächeren Vergrößerungen tatsächlich diesen Eindruck machen. Ferner erwähnt Bartels noch einen Ringmuskel im Winkel zwischen dem äußeren und inneren Wurzelfortsatz der Haken, der sich als eine Verdickung der beschriebenen Muskellage darstellt. Dieser findet sich auch beim *Cysticercus longicollis* (Fig. 14 und 15 *brm*), nur ist er hier nicht auf den kleinen Raum beschränkt wie dort, sondern erstreckt sich über die ganze Vorderfläche des Bulbus, soweit diese unter den Haken liegt. Dafür jedoch bildet er kein so dickes Polster, sondern es finden sich an den Stellen der stärksten Ausbildung (unter den äußeren Wurzelfortsätzen der großen Haken) nur drei bis vier Lagen von Fasern übereinander.

Im Innern des Bulbus treffen wir drei verschiedene Kernarten: in den Randpartien, nahe an den Radiärfasern (Fig. 14 *x*), große, fein granulierte, die viel Ähnlichkeit haben mit den in den Saugnäpfen und im Pharynx der Trematoden vorkommenden. Über ihre Bedeutung weiß ich nichts zu sagen. Ebenso über die eigenartigen Zellen, die man auf Querschnitten sowohl im Bulbus als auch im Muskelpolster findet (Fig. 15 *y*). Sie besitzen einen kugeligen Kern, der von einem dichten, spärlichen Protoplasma umgeben ist, das Ausläufer nach verschiedenen Richtungen sendet und sich wohl an der feinen Haut befestigt, die die ganze Zelle kapselartig umgibt. Wo mehrere solcher Zellen zusammenstoßen, da platten sie sich gegenseitig ab. Die Vertikalfasern biegen in ihrer Nähe seitlich aus. Nach der Bauart der Zellen an sich liegt es nahe, an Myoblasten zu denken, doch der sonderbare Abschluß von der Umgebung steht dem entgegen. Es wäre möglich, daß sie als elastisches Moment nach Erschlaffung der Muskelfasern dem Bulbus seine frühere Ausdehnung wieder verleihen, doch muß ich das dahingestellt sein lassen. Endlich bemerkt man noch mit Hämatoxylin stark färbbare Kerne, die oft an den Vertikalfasern sitzen (*my*, Fig. 15). Auch sie haben Ausläufer und sind als die Myoblasten der Vertikalfasern anzusehen. Möglicherweise sind die zuerst erwähnten granulierten Zellen (*x*) die Überreste der Myoblasten der Radiärfasern, nach denen ich immer vergeblich gesucht habe.

Das Muskelpolster (*m*, Fig. 14) setzt sich in der bekannten Weise aus fünf bis sechs Muskelschichten zusammen, die Kugelkalotten darstellen und schalenartig übereinander geschichtet sind. Die Fasern verlaufen — wie das schon Nitsche beschrieben hat — von der Peripherie nach innen und von da wieder nach der Peripherie, stellen also Kreissegmente dar. Die einzelnen Schichten sind nicht scharf voneinander getrennt, sondern die Fasern gehen aus einer in die andre über, wodurch das Ganze an Zusammenhalt gewinnt und einen ziemlich kompakten Körper darstellt. Die Enden der Muskelfasern inserieren an den äußeren Wurzelfortsätzen der Haken.

Der Mechanismus der Hakenbewegung stellt sich also in folgender Weise dar: Durch die Kontraktion der Fasern des Bulbus (Radiär-, Vertikal-, Ringfasern) nimmt dieser die Gestalt einer nach vorn konkaven, nach hinten konvexen Linse an. Hierdurch werden die fest mit dem Kissen verbundenen Haken aufgerichtet. Wenn dieser Prozeß schon etwas vorgeschritten ist, so greift unterstützend ein starker Ringmuskel (Fig. 14 *rm*) ein, der sich von den äußeren Wurzelfortsätzen der kleinen Haken bis zur Mitte der Sichel erstreckt und die Haken zu einem Bündel zusammenpreßt.

Das Umlegen der Haken wird durch das Muskelpolster allein bewirkt. Dadurch, daß sich seine Fasern kontrahieren, nimmt der mittlere Teil des Polsters eine bedeutende Dicke an und drängt das Kissen nach vorn. Dieses erhält durch Erschlaffen seiner Muskelfasern die Form einer bikonvexen Linse und dreht die mit ihm verbundenen Haken nach außen. Zugleich aber erfolgt durch die Fasern des Muskelpolsters ein Zug an den äußeren Wurzelfortsätzen der Haken, und so kommen diese in wagerechte Lage und schlagen sich in die Darmschleimhaut des Wirtes ein. Man braucht also gar nicht, wie BARTELS, an ein Mitwirken von »Längsmuskeln, die an den äußeren Wurzelfortsätzen inserieren«, zu denken.

Vergleichen wir mit der Entwicklung des *Cysticercus longicollis* die Darstellung GOLDSCHMIDTS von der Entstehung der *Echinococcus*-Köpfchen, so finden wir ganz ähnliche Verhältnisse. Die erste Anlage des Köpfchens ist eine knopfartige Zellwucherung des Parenchymbelages der Wand. Um sie herum bildet sich sodann eine ringförmige Furche, die eine mittlere kegelförmige Erhebung hervortreten läßt, den künftigen Rostellarabschnitt des Kopfes, der zu einem ziemlich bedeutenden kegelförmigen Zapfen auswächst. Zugleich vergrößert sich der von der Cuticula ausgekleidete Hohlraum, so daß die Hohlknospe ein schlauchförmiges Aussehen bekommt. In unserm Falle erfolgt dieser Prozeß schon zum Teil vor Ausbildung des Rostellarkegels; doch ist dieser Unterschied wohl nur durch Platzmangel beim *Echinococcus* bedingt, der Erfolg ist jedenfalls der gleiche. Auch der nächste Unterschied ist kein wesentlicher. Beim *Echinococcus* bilden sich nämlich aus dem Rostellarkegel sowohl der Bulbus als auch das Muskelpolster, während beim *Cysticercus longicollis* nur der Bulbus und das Stirnfeld aus ihm hervorgehen. Vielleicht kommt das daher, daß der Bulbus beim *Cysticercus longicollis* eine viel größere Ausbildung im Vergleich zum übrigen Rostellum erfährt, und daß aus diesem Grunde schon von Anfang an mehr Material für ihn reserviert wird. Die Verlagerung des Bulbus erfolgt beim *Echinococcus* dadurch, daß sich der vordere Teil der Rostellarerhebung in den hinteren einstülpt; nur glaubt man hier auf den ersten Blick keine Versenkung in die Tiefe vor sich zu haben, sondern eine allmähliche Umwachsung durch einen Ringwulst, während bei unserm Objekt über das Wesen des Prozesses von Anfang an kein Zweifel aufkommen kann. Die Spitze des Kegels ist beim *Echinococcus* auf ihrer ganzen von der Cuticula bekleideten Oberfläche mit Häkchen besetzt, die es bis zu einer gewissen Größe bringen. Wie oben bemerkt, scheinen diese Häkchen beim *Cysticercus longicollis* zu fehlen oder nur noch sehr rudimentär aufzutreten; mit andern Worten: die Entwicklung ist hier abgekürzt worden. Und das deckt sich auch mit folgender Tatsache: die Versenkung des Bulbus scheint sehr schnell vor sich zu gehen; denn gerade dieses Stadium habe ich nur ganz wenige Male getroffen und dann immer in der Weise, wie es die Figuren zeigen. Es bleibt also anscheinend nicht mehr die zur Ausbildung der Häkchen genügende Zeit, und daher werden sie ganz unterdrückt. Die fernere Entwicklung ist in beiden Fällen die gleiche; die Haken treten an ganz entsprechenden Stellen an der Außenseite des Ringwulstes auf, ebenso wachsen einige wenige zu den definitiven Haken aus. Der Ringwulst schließt sich über dem Bulbus, und seine Ränder verlöten miteinander.

Nun zur Darstellung, die Bartels vom *Cysticercus fasciolaris* gibt! Es sind nur vier Stadien, aber das letzte läßt Schlüsse auf die ganze Entwicklung ziehen. Das jüngste stellt den soliden Kopfzapfen dar, das nächste zeigt die Einstülpung der Cuticula nach innen und damit den Beginn der Ausbildung der Hohlknospe, die im folgenden Stadium tiefer eingesenkt ist. Das vierte Stadium (Taf. XXXIX, Fig. 23) ist das interessanteste. Bartels hat es ganz richtig in folgender Weise gedeutet: der Ringwulst ist noch nicht vollkommen über dem Bulbus zusammengewachsen; seine Vorderfläche liegt daher am Boden einer Höhle, in die man durch einen engen Kanal gelangt. Auch hier sind infolge des Zuges, der auf den Bulbus ausgeübt wird, dessen seitliche Partien umgestülpt worden, so daß ein Bild entsteht, das durchaus unsern Fig. 9 und 12 entspricht. Wir können daher wohl annehmen, daß auch der nicht beschriebene Teil der Entwicklung ähnlich wie beim *Cysticercus longicollis* verläuft.

Nehmen wir nun zu diesen Befunden noch die Angabe, die LEUCKART bei Entstehung der Haken macht, so können wir zum Schluß eine Darstellung der Entwicklung des Kopfzapfens geben, die wohl als charakteristisch für die meisten Tänien gelten kann. Er sagt: »Die Stelle, der diese Krallen« (die rudimentären Häkchen, die durch weiteres Wachstum die definitiven Haken ergeben) »aufsitzen, bildet einen ringförmigen, freilich anfangs nur schmalen Wulst, der diaphragmenartig von der Wand der Höhle in ihr Inneres vorspringt. Durch die Entwicklung dieses Wulstes setzt sich der untere Teil der Kopfhöhle, der nach hinten von dem Boden derselben begrenzt wird, gegen den übrigen Hohlraum ab. Es entsteht dadurch hinter der Basis des Hakenkranzes eine eigne Höhle von linsenförmiger Gestalt, die .... sich allmählich abschnürt und sich schließlich in den inneren Hohlraum des Rostellums verwandelt.« In diesen Sätzen erblicke ich mit GOLDSCHMIDT eine Darstellung der eigentümlichen Verlagerung innerhalb des Rostellarkegels, wie ich sie S. 546 beschrieben habe, wie sie auch GOLDSCHMIDT beim *Echinococcus* gefunden hat und wie sie sich sicher auch beim *Cysticercus fasciolaris* vollzieht. Man braucht dazu bloß Fig. 23 von BARTELS mit meinen Fig. 9 und 12 zu vergleichen.

Es scheint demnach für die Entwicklung des Kopfabschnittes der großen Mehrzahl der Tänien folgender Typus zu gelten: Die Wandung der Finnenblase verdickt sich an einer bestimmten Stelle infolge Vermehrung der Parenchymzellen und der Zwischensubstanz, bis schließlich ein knopfartiges Gebilde entstanden ist. Durch Einstülpung der Blase wird der anfangs solide Zapfen zur Hohlknospe, die bei weiterem Wachstum den Boden ihres Innenraumes erweitert und dadurch ein klöppelartiges Aussehen annimmt. Nun wölbt sich dieser unterste Teil in die Höhe, nimmt zunächst die Gestalt eines einfachen, schließlich die eines Doppelkegels an, des Rostellarkegels. Durch Einwucherung der Cuticula in dessen Inneres wird der Doppelkegel in zwei einfache zerlegt, die sich mit ihrer Basis berühren. Der obere Abschnitt wird zum Bulbus und sinkt in den unteren ein; dieser lagert sich über ihn und wird zum präbulbaren Scheitelfeld. Unter dem Bulbus entsteht als Abzweigung aus den inneren Längsmuskelfasern das Muskelpolster. Die Saugnäpfe legen sich zu je zweien gegenüber in einer Ringfurche um den Rostellarkegel an. Die Haken treten vor der Umlagerung im Rostellarkegel als feine Spitzen in großer Zahl auf dem Bulbus und dem späteren präbulbaren Scheitelfeld auf (*Echinococcus*) oder nur auf dem

Scheitelfeld (*Cysticercus longicollis*). Die meisten werden bald rückgebildet, nur wenige wachsen zu den späteren Haken aus. Dabei treten in ihrer Umgebung eigentümliche Verdickungen der Cuticula auf, die wohl den Zweck haben, die anfangs dünnhäutigen Haken durch Auflagerung an der Außenseite in die späteren dickwandigen zu verwandeln.

Zur Morphologie des Rostellums.

Ich kann mich hier mit wenigen Worten begnügen und verweise im übrigen auf Goldschmidt, der in seiner Arbeit über die Entwicklung der *Echinococcus*-Köpfchen die gesamte Literatur über die Morphologie des Rostellums kritisch behandelt hat. Er kommt dabei gegenüber der seit Leuckart geltenden Ansicht, daß das Rostellum ein Homologon des Stirnsaugnapfes sei, zu der Überzeugung, daß man »den Bulbus des Cestodenrostellums auf den Rüssel proboscider Turbellarien zurückzuführen« habe. Die Entstehung des Bulbus durch Einstülpung des gesamten Vorderendes entspreche dem Auftreten des Rüssels in der Reihe der probosciden Turbellarien. Denn nach v. Graff sei auch der Proboscidenrüssel nichts weiter als eine bleibend gewordene Einstülpung des Vorderendes.

Ganz im Einklang hiermit steht die Entstehungsweise des Bulbus beim *Cysticercus longicollis*. Man kann sich die eigentümliche Art seiner Anlage, daß er zunächst auf der Spitze des Rostellarkegels abgegrenzt wird und dann durch Einstülpung an seinen endgültigen Platz gelangt, nicht anders erklären, als durch die Annahme, daß man hierin eine Erinnerung an jene phylogenetische Entwicklungsstufe sieht, wo dieser ganze Körperabschnitt beliebig ein- und ausgestülpt werden konnte. Erst später traten dann die Haken auf, zunächst als zahlreiche kleine Spitzen, wahrscheinlich sowohl auf dem Rüssel als auf seiner Scheide. Die Bewaffnung des Rüssels ist offenbar infolge der kurzen zur Verfügung stehenden Zeit bei der ontogenetischen Entwicklung unterdrückt worden und nur die auf der Rüsselscheide sitzenden Haken werden angelegt. Nicht alle Haken blieben im Laufe der Entwicklung gleichgroß, einige wuchsen zu besonderer Größe heran und stellen jetzt den Hakenkranz dar. Allmählich trat dann auch der Bulbus in den Dienst der Hakenbewegung und erhielt dadurch seine heutige Gestalt.

Wichtig für die Annahme Goldschmidts ist, daß die Einstülpung des Bulbusabschnittes anscheinend typisch für die meisten Tänien ist. Zudem hat in neuester Zeit Plehn (12) einen im Blut von Karpfen und Schleien lebenden monozoischen Cestoden (*Sanguinicola armata* und *inermis* Plehn) gefunden, der nach allem, was wir bisher über ihn wissen, das Bindeglied zwischen den Turbellarien und Cestoden darzustellen scheint. Das Tier besitzt einen Rüssel, der weit vorgestreckt werden kann, so daß er fadenartig dünn erscheint. Er gleicht durchaus einem Rhabdocölenrüssel, wie ihn etwa *Macrorhynchus* besitzt. Ein Drüsenkanal durchbohrt ihn, der stark an den Drüsenapparat von *Macrorhynchus lemani* Du Plessis erinnert, so daß hierdurch die Ähnlichkeit noch mehr gesteigert wird. Während Plehn das Tier früher zu den Turbellarien gestellt hatte, ist sie neuerdings auf Grund reichlicheren Materials zu der Überzeugung gekommen, daß man *Sanguinicola* unter die monozoischen Cestoden (Cestodarier Monticelli) einreihen müsse. Anlaß hierzu gab in erster Linie der Bau des Geschlechtsapparates. Leider ist die Entwicklungsgeschichte des Tieres bis jetzt noch ganz unbekannt; ebenso hat Plehn bisher noch nie reife Eier gefunden. Sollte jedoch das Vorkommen einer Oncosphäre nachgewiesen werden, ähnlich der von *Amphilina* oder *Gyrocotyle*, dann wäre damit nicht nur *Sanguinicola* zu den unzweifelhaften Cestodariern zu rechnen, sondern es wäre zugleich die Abstammung der Cestoden von den Turbellarien durch ein noch lebendes Tier bestätigt, während wir das bisher nur aus der Entwicklungsgeschichte schließen konnten.

München, im November 1908.

Literaturverzeichnis.

1. E. Bartels (1902), Cysticercus fasciolaris. Anatomie, Beiträge zur Entwicklung und Umwandlung in Taenia crassicollis, in: Zool. Jahrb., Bd. XXII, Anat.
2. A. Bott (1898), Über einen durch Knospung sich vermehrenden Cysticercus aus dem Maulwurf, in: Diese Zeitschr., Bd. LXIII.
3. Braun (1896), Über einen proliferierenden Cysticercus aus dem Ziesel, in: Zool. Anz., Bd. XIX.
4. — (1896), Ein proliferierender Cysticercus und die zugehörige Tänie, in: Centralbl. f. Bakt., Paras. u. Inf.-Krankh., Bd. XX.
5. — (1897), Zur Entwicklungsgeschichte des Cysticercus longicollis, in: Zool. Anz., Bd. XX.
6. J. G. Bremser (1819), Über lebende Würmer im lebend. Menschen. Wien 1819.
7. — Icones helminthum, systema Rudolphii entozoologicum illustrantes. Wien 1824.
8. R. Goldschmidt (1900), Zur Entwicklungsgeschichte der Echinococcus-Köpfchen, in: Zool. Jahrb., Bd. XIII, Anat.

9. R. Leuckart (1856), Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Gießen 1856.
10. R. Moniez (1880), Essai monographique sur les Cysticerques, in: Trav. Inst. zool. Lille, Tome III, Fasc. 1.
11. H. Nitsche (1873), Untersuchungen über den Bau der Tänien, in: Diese Zeitschr., Bd. XXIII.
12. M. Plehn (1908), Ein monozoischer Cestode als Blutparasit (Sanguinicola armata und inermis Plehn), in: Zool. Anz., Bd. XXXIII.
13. H. Schaaf (1906), Zur Kenntnis der Kopfanlage der Cysticerken, insbesondere des Cysticercus Taeniae solii, in: Zool. Jahrb., Bd. XXII, Anat.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind nach Sagittalschnitten durch die Kopfanlage mit dem Abbéschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen. Tubuslänge 160 mm. Die Farben der Zeichnungen entsprechen denen der Präparate. Alle Figuren sind auf $^4/_5$ verkleinert.

Abkürzungen:

brm, Ringmuskel an der Vorderseite des Bulbus;
bu, Bulbus;
cc, Centralkanal im noch nicht geschlossenen präbulbaren Scheitelfeld;
co, Commissur;
cu_1, Cuticula, die den Bulbus abgrenzt;
cu_2, Cuticula, die das präbulbare Scheitelfeld abgrenzt;
cv, Cuticularverdickung im Bereich der Haken;
g, Ganglion;
ln, Längsnerv;
m, Muskelpolster;
my, Myoblasten der Radiärfasern;
pb, präbulbares Scheitelfeld;
r, Radiärfasern;
rm, Ringmuskel;
s, stark färbbare Schollen in der Cuticularverdickung;
snf, Falte, an deren Grund sich die Saugnäpfe anlegen;
v, Vertikalfasern;
x und *y*, Zellen unbekannter Bedeutung im Bulbus.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Erste Anlage des Scolex. 370 : 1.

Fig. 2. Knopfartige Verdickung der Blasenwand. 370 : 1.

Fig. 3. Hohlknospe. 370 : 1.

Fig. 4. Hohlknospe mit der ersten Anlage des Rostellarkegels. 370 : 1.

Fig. 5. Rostellarkegel fertig gestellt. 300 : 1.

Fig. 6. Rostellarkegel in Umformung zum Doppelkegel. 370 : 1.

Fig. 7. Doppelkegel ausgebildet, Häkchen, Abgrenzung des Bulbus und des präbulbaren Scheitelfeldes. 370 : 1.

Fig. 8. Übersichtsbild zu Fig. 7. 125 : 1.

Fig. 9. Einstülpung des Bulbus. 370 : 1.

Fig. 10. Einstülpung des Bulbus beendet; Beginn des Verschlusses des Centralkanals im präbulbaren Scheitelfeld; Cuticularverdickung. 370 : 1.

Fig. 11. Centralkanal geschlossen, Auftreten der Fasersysteme im Bulbus. 370 : 1.

Tafel XXVII.

Fig. 12. Einstülpung des Bulbus (jüngeres Stadium als Fig. 9, Taf. XXVI) 370 : 1.

Fig. 13. Ausgebildete Finne. 80 : 1.

Fig. 14. Rostellum eines umgestülpten *Cysticercus*. 200 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch den Bulbus in Höhe der inneren Wurzelfortsätze der großen Haken 640 : 1.

Studien über die Konstanz histologischer Elemente.

I. Oikopleura longicauda.

Dem Andenken meines hochverehrten Lehrers, Professor
Dr. Oswald Seeliger gewidmet

von

E. Martini
(Rostock).

Mit Tafel XXVIII—XXX und 22 Figuren im Text.

Als vor einem Jahr die Regierung anfragte, ob von Rostock jemand sich für einen Arbeitsplatz in Rovigno interessiere, machte mein Lehrer, Herr Professor Seeliger, mich darauf aufmerksam und riet mir bei meiner Abreise, unter anderm einmal die Frage der peripheren Nerven im Copelatenschwanz mit den neueren Methoden zu bearbeiten. Ich habe mir dann in Rovigno im Herbst vorigen und Frühjahr dieses Jahres Material von *Oikopleura longicauda* gesammelt. Wenn nun auch meine Studien rasch andre Bahnen eingeschlagen haben und von dem ursprünglichen Ziel nicht viel erreicht ist, so danke ich doch die Anregung zu dieser Arbeit, wie den größten Teil meiner zoologischen Ausbildung Herrn Prof. Seeliger. Ich möchte als Zeichen des Dankes für die Hilfe und Anregung so vieler Jahre dem Verewigten diese Studienreihe widmen.

Unter Konstanz histologischer Elemente verstehe ich die Tatsache, daß sich bei manchen Species gewisse Zellindividuen bei jedem Exemplar genau an derselben Stelle im Körper wiederfinden, stets die gleichen Beziehungen zur Umgebung aufweisen und auch in ihren histologischen Merkmalen sich als homolog kennzeichnen. Eines der schönsten Beispiele für diese Konstanz gibt wohl die soeben erschienene Arbeit von Goldschmidt über das Centralnervensystem von *Ascaris*, die ich als bekannt voraussetzen darf.

Im Grunde handelt es sich um ganz dieselbe Erscheinung, wie sie uns aus der Mosaikentwicklung längst geläufig ist. Wenn man zwei Vierzellenstadien von *Ascaris* vergleicht, so findet man leicht, daß es sich bei beiden um genau dieselben Zellen handelt, und das gleiche gilt von allen höheren Furchungsstadien der Nematoden, ebenso wie für die Furchungsstadien der Rotiferen, Anneliden, Turbellarien, Ctenophoren, Gastropoden, Lamellibranchier, Tunicaten, und wir können sagen, es ist von keiner Tierart das Vorhandensein einer (descriptiv) determinierten Entwicklung sicher wiedergelegt. In der Furchung können wir jedoch nicht von histologischen Elementen sprechen, selbst wenn jedes dieser Zellindividuen bereits seine bestimmte physiologische Aufgabe hat.

Erst bei der Organogenese tritt die Umbildung der Embryonal- in Gewebszellen ein, und wenn das Determinationsprinzip bis dahin die Entwicklung beherrscht hat, so können wir von diesem Augenblick ab von einer Konstanz histologischer Elemente sprechen. Würden solche Elemente sich bis zur Geschlechtsreife unverändert erhalten, so würden wir geschlechtsreife Individuen vorfinden mit konstanten histologischen Elementen in einem oder in allen Organsystemen. Tritt dagegen eine unregelmäßige, nach Ort und Zeit nicht bestimmte Vermehrung der Elemente in einem Organsystem auf, so wird für dasselbe die Konstanz der Elemente aufgehoben. Diese entwicklungsgeschichtliche Deutung der Sache diene hier nur zur Versinnlichung dessen, was mit Konstanz histologischer Elemente gemeint ist. Als Beispiel stelle ich hier den Darm und die Muskulatur eines *Sclerostomum* auf. Von letzterer zeigte ich 1908, daß sie ganz und gar konstant ist und wies besonders auf eine merkwürdige Zelle mit einspringender Ecke hin, die in jedem Muskelfeld, und zwar in der lateralen Zellreihe desselben, als achte Zelle auftritt. Hier also völlige Konstanz. Im Mitteldarm dagegen ist dieselbe nicht nachzuweisen. Die sehr zahlreichen Zellen lassen vielmehr keine Ordnung erkennen. (Daß es oft schwer ist, von einem Organ die Inkonstanz der Elemente zu erweisen, wenn es sich um sehr zahlreiche Zellen handelt, ist leicht verständlich.)

Nun ist noch zu beachten, daß mit dieser Konstanz eine gewisse Variabilität sehr wohl vereinbar erscheint. Sie ist nicht als etwas absolut Starres anzusehen, vielleicht ist sie stereotyper, in manchen Fällen vielleicht variabler als z. B. die Körpermuskulatur des Menschen, die auch aus einer bestimmten Anzahl Muskelindividuen aufgebaut ist. Varietäten kommen hier zahlreich vor. Aber auch sie sind wieder typisch, ganz bestimmte Varietäten an ganz bestimmter Stelle, z. B. das Fehlen des Palmaris longus, plantaris oder Psoas minor, das Auftreten eines sternalis, Verdoppelung des Abductor pollicis longus, oder accessorischer Bicepskopf. Dadurch wird keiner die Homologie der Muskelindividuen bei verschiedenen Körpern als widerlegt ansehen, und der Grundplan ist nicht geändert. Wie wir bei Tieren, z. B. *Homo*, das Skelet im ganzen konstanter finden als die Muskulatur, so mag die Zellkonstanz auch in einem Organsystem starrer als im andern sein.

Auch insofern ist der Vergleich fruchtbar, als er uns zeigt, daß z. B. bei den Muskeln leicht zu sagen ist, welches Muskelindividuum sich verändert hat oder überzählig ist. Handelt es sich dagegen um gleichartige Bildungen, z. B. um Wirbel, so ist nur deren Zahl konstant. Gewisse Eigenheiten charakterisieren diesen und jenen, andre verändern sich langsam als Funktion des Ortes des betreffenden Gliedes in der Reihe. Tritt in solchen Fällen eine Varietät der Zahl auf, so wird sich nicht immer sagen lassen, welcher Wirbel der accessorische ist. (Sicher ist es verkehrt, stets den letzten Wirbel einer 13wirbeligen Brustsäule als einem Lendenwirbel homolog anzusehen, dann den letzten Lendenwirbel einem Kreuzwirbel zu homologisieren usw.) Genau ebenso werden wir es bei den Zellen finden, wo in einigen Fällen wir bestimmt sagen können, diese Zelle ist hier durch zwei vertreten, in andern in dieser Gegend des Organs findet sich in diesem Falle eine Zelle zuviel.

Was die Konstanz der Zellen ausmacht, ist also nicht die gleiche Zahl, so wenig etwa am Arm die Zahl der dort anatomisch unterschiedenen Muskeln die Hauptsache ist. Die Konstanz sehe ich in der typischen Form und Beziehung zu den übrigen Organen, sei sie funktionell, sei sie topographisch, die uns im normalen Fall erlaubt, jede einzelne Zelle zu identifizieren. Die Varietäten ändern daran dann nichts, wenn sie auch Schwierigkeiten bieten können, wie das auch bei höheren Tieren in den gröberen anatomischen Verhältnissen vorkommt.

Aus diesem Begriff der Konstanz folgt schon, daß, wo solche Konstanz histologischer Elemente herrscht, auch eine vergleichende Anatomie derselben in der Idee existiert, und zwar eine exakte, da in der Theorie die Entwicklungsgeschichte ihre Probleme restlos löst Daß wir bei manchen Tieren noch die Entwicklung dafür lange nicht eingehend genug kennen, ist nur eine accidentielle, der Wirklichkeit anhaftende Abweichung von der Idee der ontogenetischen Wissenschaft, wie ja auch die vergleichende zelluläre Anatomie noch selbst eine Idee ist.

Wie wir in manchen Organsystemen Konstanz der Muskel- und Knochenindividuen über die Artgrenze hinaus finden, z. B. im Armskelet der Anthropoiden, so konnte ich das bereits für Species der Gattung *Sclerostomum* darstellen, wobei hier wie dort geringe typische

Abweichungen in der Gestalt der einzelnen Elemente vorkommen. Und wie bereits die Wirbelsäule bei den Anthropoiden sich verschiedener verhält, so scheinen auch bei der cellulären Vergleichung für solche Organe aus vielen, im wesentlichen gleichartigen Bausteinen die Unterschiede innerhalb der Gattung beträchtlicher.

Jedenfalls eröffnet sich hier noch der descriptiven Methode ein großes Gebiet, über dessen theoretische Bedeutung wir am Ende der Arbeit einiges besprechen werden.

Wir wollen hier zunächst nur um ihrer selbst willen die celluläre Übereinstimmung der verschiedenen Individuen innerhalb einzelner Species studieren und erst später uns nach der physiologischen, phylogenetischen und ontogenetischen Herleitung der ermittelten Tatsachen erkundigen.

Es sei hier bereits vorweggenommen, daß eine Reihe einschlägiger Tatsachen schon mehr oder minder bekannt waren und sich verstreut in der Literatur finden, meist kaum beachtet, daher auch oft überhaupt nicht, sonst in dieser oder jener Weise gedeutet. In meiner Studienzeit dachte ich mir die tierischen Gewebe aus vielen Zellen von unregelmäßiger Anordnung und nur in weiten Grenzen normierter Anzahl aufgebaut, und ich glaube, so denkt auch noch eine Reihe Forscher. Darin ist man durch den Befund konstanter einzelliger, zwei-, drei-, auch sechszelliger Organe nicht gestört. Daß es sich keineswegs so verhält, daß die Konstanz histologischer Elemente eine wichtige, weit verbreitete Erscheinung im Tierreich ist, darauf habe ich 1908 zuerst aufmerksam gemacht. Es nimmt hier nicht *Ascaris* eine Sonderstellung ein, wie GOLDSCHMIDT in seiner neuesten Arbeit meint, sondern sie ist nur einer von vielen Fällen.

Da die Besprechung der Nematoden hier nichts Neues bringt, beginne ich mit den Appendicularien.

Oikopleura longicauda.

Als ich, wie bereits oben bemerkt, im Herbst vorigen Jahres in Rovigno war, fand ich ein recht ausreichliches Material der genannten Species von Mitte August ab im Plancton. An frischem oder mit dünnem Formol nach DAMAS konserviertem Material studierte ich die Nerven des Schwanzes und die Ganglienzellen, sowie die Abschnitte der Muskulatur in dieser Körperregion. Ich fand dabei eine größere Konstanz als aus den neuesten Arbeiten von SEELIGER und DAMAS hervorging. Leider wurde ich, nachdem ich Material bereits mit verschiedenen Methoden konserviert hatte, durch Familienverhältnisse nach

Hause gerufen und konnte erst in den Osterferien dieses Jahres nach Rovigno zurückkehren, was frisches Material betrifft, aber völlig ohne Erfolg. So benutzte ich die Zeit, altes Plancton von Ragusa, das mit Formol konserviert war, durchzusehen. Es war auffallend, wieviel größer diese Objekte derselben Species durchgehends waren, als die im Sommer vorher von mir in Rovigno erbeuteten Exemplare, obwohl die Ausbildung der Geschlechtsorgane sie durchschnittlich eher jünger als älter erscheinen ließ. Auch gelegentlich im Frühjahr 1908 erbeutete Tiere von Ragusa zeigten dieselbe stattliche Größe, obwohl auch sie zum Teil gering entwickelte Gonaden besaßen. Da gleichzeitig *Oikopleura longicauda* in Rovigno fehlte, ließ sich nicht sagen, ob die Größe eine Funktion der Wärme oder andrer topischer Verhältnisse ist. Von dem alten Ragusa-Material erhielt ich Präparate, die mir alle Kerne des Schwanzes aufs deutlichste zeigten. Aus ihnen sah ich, daß nicht nur die Ganglienkerne, sondern auch die Chordakerne beachtenswerte Konstanz zeigen. Bekannt mit der Wichtigkeit dieser Tatsache aus meinen Nematodenstudien, benutzte ich die freie Zeit, die mir endlich die großen Universitätsferien brachten, zu einem genauen Studium auch andrer Organe, deren Ergebnisse ich hiermit veröffentliche. Ich möchte es jedoch nicht unterlassen, an dieser Stelle der Leitung der Zoologischen Station in Rovigno für das große Entgegenkommen bezüglich besonderer Wünsche und die Überlassung älteren Sammlungsmateriales vielen Dank zu sagen, so wie ich in diesen Zeilen auch einen Ausdruck meiner größten Dankbarkeit unserm hohen Justizministerium gegenüber nicht fehlen lassen möchte, durch dessen gütige Bemühung und Vermittlung mir die Arbeit an der Adria überhaupt erst ermöglicht ist.

An Methoden habe ich eine Reihe verschiedener Versuche gemacht. Die besten Totalpräparate erhielt ich an dem alten Formolmaterial bei Färbung mit einem Pikrokarmin unbekannter Provenienz, das ich in Rovigno vorfand. Färbungen mit einer von GRÜBLER bezogenen Pikrokarminlösung gaben nicht annähernd so gute Erfolge. Das gleiche gilt von Alaunkarmin nach den verschiedensten Fixierungen. Hämalaun hat sich dagegen ebenfalls gut bewährt. Das Material für Schnitte wurde mit HERMANNscher oder VOM RATHscher Mischung, auch mit Sublimat, Pikrinsublimateisessig oder Formol fixiert. Außer letzterem gaben alle Mittel gute Resultate. Die Objekte aus den Osmiumlösungen wurden teils mit oder ohne Holzessigbehandlung ungefärbt untersucht, teils mit Safranin, Hämalaun oder EHRLICHschem Hämatoxylin gefärbt. Das übrige Material wurde mit Hämalaun oder

Alaunkarmin gefärbt, auch mit Chlorgold-Ameisensäure erhielt ich schöne Bilder. Schnittserien wurden außer in den drei Hauptrichtungen auch nach dem Bedürfnis der einzelnen Organe in zu ersteren schiefwinkeligen Ebenen geführt. Wo das Totalpräparat überhaupt bei der Dicke der Objekte einen Einblick gestattet, gibt es bei weitem am einfachsten die besten Resultate und erleichtert das Verständnis der kontrollierenden Schnittserien außerordentlich. Wo das Totalpräparat versagt, ist es zweckmäßig, dicke neben dünnen Schnitten zu studieren. Ich möchte wenigstens eher auf die letzteren als auf die ersteren verzichten, da bei letzteren kleine Abweichungen der Richtung den Vergleich viel mehr erschweren und auch dieselben Kerne so zahlreich sich teils auf dem vorhergehenden, teils auf dem folgenden Schnitt wiederfinden, daß die Deutung sehr erschwert ist.

Betreffend die Schnittrichtung möchte ich noch bemerken, daß die Übereinstimmung in der Zellanordnung auf genau gleich orientierten Schnittserien außerordentlich ins Auge springt. Nichtsdestoweniger halte ich den Gebrauch verschiedener Richtungen für dringend wünschenswert, da man dadurch erst auf manches aufmerksam gemacht wird, was in der andern Schnittführung undeutlich blieb, und weil man so gezwungen wird, sich eine klare räumliche Vorstellung von dem topographischen Verhalten der Zellen zueinander zu bilden. Ich gebe daher hier auch von dem schwerst verständlichen Organ, dem Gehirn, eine quere, sagittale und frontale Serie.

Macerationspräparate, die natürlich am vollkommensten das Studium unterstützen würden, gelang es mir nicht, in geeigneter Weise herzustellen. Die Zeichnungen sind alle Camerazeichnungen. Die in tieferer Ebene gelegenen Kerne sind ohne Detail ihrer selbst und ihrer Zellen nur mit unterbrochener roter Linie gezeichnet, zum Teil ist dann noch ein besonderes Bild ihrer Ebene gegeben (Fig. 1 *c*, *d* usw.). Alle Verschiedenheiten in der Höhe lassen sich natürlich nicht zum Ausdruck bringen, obwohl es für diese Zwecke sehr wünschenswert wäre. Genau ausgeführt ist stets nur das, worauf es in der betreffenden Figur ankam, andres ist häufig ganz schematisch gehalten.

Betreffend die Orientierung des Tieres lege ich die vergleichend anatomische Stellung, wie sie DELAGE-HÉROUARD Bd. VIII, S. 162 geben, zugrunde, dementsprechend sind dorsal das Gehirn, der Nervenstrang vorn und im Schwanze und die Genitaldrüsen.

Da Studien zur Konstanz der histologischen Elemente bei den Appendicularien noch nicht gemacht sind, vielleicht außer DAMAS, so findet sich das viele, was bei dieser Tiergruppe darüber bereits bekannt ist, in der ganzen Copelatenliteratur zerstreut. Uns kommt es jedoch nicht darauf an, die Kenntnis der Gesamtorganisation dieser Tiere zu erweitern. Ich ziehe es daher vor, die einzelnen Arbeiten bei den betreffenden Organsystemen zu erwähnen, für welche wir aus ihnen wichtige Notizen entnehmen. Die Organe werde ich in folgender Reihenfolge besprechen:

1) Nervensystem und Sinnesorgane des Rumpfes.
    Rumpf.
2) Schwanz.
    a. Nervensystem.
    b. Chorda.
3) Oikoplasten und Plattenepithel.
4) Teile des Darmes.
5) Die Mesodermzelle.

1. Das Nervensystem des Rumpfes.

Im allgemeinen darf ich wohl die Grundzüge der Organisation des Nervensystems als bekannt voraussetzen.

Bereits 1851 schreibt Huxley: Opposite to the endostyle, or on the ventral side close to the respiratory aperture, there is a nervous ganglion, to which is attached a very distinct spherical auditory sac, containing a single, also spherical, otolithe.

Anteriorly, a nerve is given off from the ganglion which becomes lost about the parietes of the respiratory aperture, another large trunc passes backwards over the left side of the oesophagus and between the lobes of the stomach, until it reaches the appendage, along the axis of which it runs, giving off filaments in its course.

Alles das ist mit schwacher Vergrößerung leicht zu erkennen.

Leuckart fügt 1854 dem nichts Neues hinzu, und Gegenbaur hat 1854 die Teilung des vorderen Nerven in einen rechten und linken jederseits am Mundrande herabziehenden Streifen gesehen und abgebildet, ebenso eine mittlere, zuweilen bei Oikopleuren beobachtete Einschnürung. Er wie Moss, 1871, lassen den vorderen Nerven einen Sphincter oris innervieren. Inzwischen hatte Huxley 1856 am Rückenstrang die ganglienähnlichen Anschwellungen entdeckt und die von ihnen abgehenden Nerven beschrieben. Moss fand dann noch jederseits einen Nerven vom Gehirn zu den Kiemenöffnungen und bestätigte Huxleys Angaben über die in Abständen auftretenden Erweiterungen des Schwanznerven. Über letzteren sagt dann Fol 1872: Ces renflements sont, les uns isolés, les autres disposés par petits groupes de deux ou de quatre, symétriquement, rarement de trois. Ils sont tantôt globuleux, tantôt fusiformes, ou presque nuls; ils font partie du nerf et ne prennent pas la valeur de cellules. Das Hauptganglion des Schwanzes hat dieser Autor dagegen erkannt und bildet die dorsal und ventral von ihm abgehenden und schräg nach vorn laufenden Nervi recurrentes richtig ab und beschreibt sie. Ebenso hat er außer den bisher bekannten Nerven des Hirnes, von denen er die zu den Kiemen bei fast allen Species nachweist, bei *Frit. pellucida* zwei Nerven vom Gehirn nach vorn verlaufen sehen. Der starke vordere gegabelte Nerv versorgt nach seiner Meinung die Sinnesorgane der Mundöffnung.

Betreffend den vorderen Nerven hat dann EISEN richtig erkannt, daß den från det stora gangliet framåt utlöpande strängen är ten fortsättning af bukgangliet self, und daß es genar sig för at bilda en svalget am gifvande nervring. Ebenso hat er bei *Oikopleura* das für *Fritillaria* von FOL entdeckte Nervenpaar festgestellt, das zum Mundrand verläuft.

Die schönsten Abbildungen gibt USSOW 1875, dessen Text mir als russisch leider unzugänglich war. Besonders die Zeichnungen, mit denen er die Gangliennatur der Anschwellungen am Rückenstrang dartut, und die Ganglienzellen mit den von ihnen abgehenden Nerven und deren Verlauf darstellt, lassen sich nicht übertreffen. Für *Fritillaria* zeichnet er außerdem deutlich die Dreiteilung des Gehirns, auch zeichnet er für diese Form noch Nerven, die vor und nach ihm nicht wieder beobachtet sind, aber bei der Präzision des Autors sicher vorhanden sein werden. So ist eine Nachuntersuchung seiner Befunde sicher interessant.

Die Nerven des Schwanzes kommen entsprechend den Zwecken dieses Autors entschieden zu kurz.

Dagegen unterscheidet LANGERHANS 1877 richtig motorische, segmental auftretende und sensible Zweige des Rückenstranges. Die motorischen haben keine Beziehungen zu Ganglien, die sensiblen entspringen dagegen von solchen, aber ganz unregelmäßig auf die Segmente verteilt.

Durch seine Darstellung, die zu erklären wohl noch nicht gelungen, brachte dann RAY LANKESTER 1882 den Unfug von den segmental verteilten Ganglien der Fritillarien mit sieben von ihnen ausgehenden Nerven auf. Die Ganglien sind mehr als sieben, die Muskelzellen ebenso, die Inkongruenz ist ja bei den Oikopleuren noch größer als bei Fritillarien, wie schon aus LANGERHANS' Beobachtungen hervorging.

Um diese Segmentierung handelt es sich in den Arbeiten von

Rankin 1894, Lefebre 1894, Seeliger 1894, 95, 99 und 1900, sowie Damas 1904. Durch dieselben erhalten wir weitere Bilder der Zell- und Nervenverteilung am Rückenstrang, unter welchen die von Seeliger für die Ganglien der *Fritillaria pellucida* und Damas für die Nerven *Oikopleura dioica* als exakt gelten können.

In die feinere Anatomie des Gehirns dringen dann Salensky und Ihle ein, deren wir dort gedenken werden.

Betrachten wir jetzt meine Resultate über den Nervensinnesapparat genauer, so muß ich kurz eine Darstellung der Grundzüge desselben für *Oikopleura longicauda* im allgemeinen geben, die von den bisherigen Darstellungen etwas abweicht (Textfig. *a*).

Die rezeptiven Organe finden sich meist in der Nähe des Mundes. Ich treffe stets eine Reihe von Sinneszellen in dem Oberrande der Mundöffnung. Sie tragen einen breiten Sinnesfortsatz, über ihre Zahl habe ich nichts ermittelt, die feinere Struktur ebenfalls nicht. Sie bilden eine eng geschlossene Reihe, also gewissermaßen ein einziges Sinnesorgan, dessen Querschnitt Fig. 6 zeigt. Diesem gegenüber trägt die Unterlippe ein gleich gebautes Organ, Fig. 6, dessen Querschnitt beträchtlich größer ist und, wie mir scheint, je zwei Zellen nebeneinander aufweist. Die Lippe entlang stehen die Zellen bzw. Zellpaare jederseits nur etwa zu zwölf, mithin ist das Organ in die Quere weit geringer entfaltet als das dorsale. Endlich finden sich zwei ebensolche kleine Organe jederseits vom Vorderende des Endostyl in der Innenwand der Mundöffnung. Eine Skizze von ihnen gibt Fig. 6 *c*. Sie sind aus je sechs Zellen zusammengesetzt.

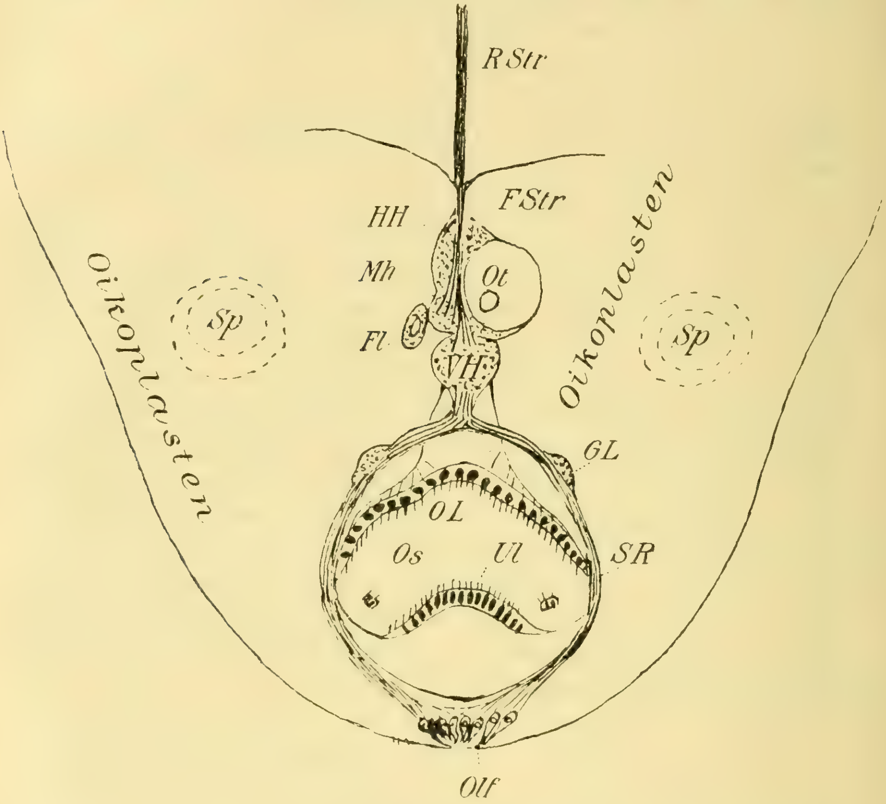
Zu diesen Sinnesorganen, die vielleicht — damit stimme ich mit den älteren Autoren überein — tastende Funktion haben, kommt nun an der Unterseite, etwas hinter der Basis der Unterlippe, noch ein großes Sinnesorgan, das wohl dem chemischen Sinne dient. Es ist unpaar, aber in sich symmetrisch, aus zwei symmetrischen Organen gewissermaßen verschmolzen.

Über die Otolithenblase und den Flimmertrichter brauche ich nichts zu sagen.

Die motorischen Effektorgane sind die Muskeln des Schwanzes und die Wimpern, secretorische die Oikoplasten und die Drüsen des Darmkanals.

Über die Innervierung der secretorischen Organe und der Cilien habe ich nichts ermittelt. Im Nervensystem unterscheide ich das Gehirn als Centrum. Von ihm geht vorn ein sich sofort gabelnder Nerv aus. Seine beiden Äste stehen an Mächtigkeit nicht hinter dem

Dorsalnerven zurück. Sie verlaufen unmittelbar unter den Oikoplasten um den ganzen Schlund und endigen in der oben beschriebenen Geschmacksknospe. Ob hier Fasern ventral von rechts nach links oder umgekehrt übertreten, kann ich nicht entscheiden, also auch nicht



Textfig. *a*.

Ansicht des vorderen Teiles des Nervensystems von vorn und dorsal, zum Teil durch die Oikoplasten. ***Fl***, Flimmergrube; ***F Str***, Faserstrang des Gehirns; ***GL***, Lateralganglion; ***HH***, Hinterhirn; ***MH***, Mittelhirn; ***O.L***, Oberlippe mit Sinnesorgan; ***Olf***, Geruchsorgan; ***Os***, Mundöffnung; ***Ot***, Statocyste; ***R Str***, Rückenstrang; ***Sp***, Spiraculum; ***SR***, Schlundring; ***Ul***, Unterlippe mit Sinnesorgan; ***VH***, Vorderhirn.

behaupten, daß es sich hier wirklich um einen »Schlundring« handelt, wie ich diese beiden Nervenstämme gemeinsam nennen möchte. Ob sie zu den Tastorganen am Endostyl und an der Unterlippe Beziehungen zeigen, weiß ich nicht. (Die der Oberlippe wird von einem besonderen paarigen Nerven aus dem Vorderhirn innerviert.) Der Nervenring trägt jederseits, etwa ein Drittel seines Umfanges von der Gabelung entfernt, ein Lateralganglion. Ob zwei Zellen, die dorsal der Gabelung aufliegen, auch als Sinneszellen anzusehen sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Am Gehirn unterscheide ich mit SALENSKY ein Vorder-, Mittel- und Hinterhirn. Dem Mittelhirn liegt rechts der Flimmertrichter, dem Mittel- und Hinterhirn links die Otolithenblase an. Im Hirn entwickelt sich der Rückenstrang, von dem gleich zu Beginn zwei Nerven abzweigen, die den Kiemenöffnungen zu ziehen. Mit Ganglien besetzt, zieht er in der bekannten Weise durch den Körper bis in das Ende des Schwanzes. Von den vielen Ganglien (über die Berechtigung dieses Ausdrucks s. u.), die er trägt, möchte ich das große Hauptcaudalganglion besonders hervorheben. Nerven sah ich vom Rückenstrang nur im Schwanze ausgehen.

Schlundring, Gehirn, Rückenstrang und alle Ganglien sehe ich als das centrale Nervensystem an. Seine einzelnen Zellen wollen wir jetzt kennen lernen, der Nerven bei Gelegenheit erwähnend. Wie bei der Kleinheit des Objektes wohl nicht anders zu erwarten war, ist mir nur selten die Verbindung der Zellen mit bestimmten Nervenfasern klar geworden, geschweige, daß es mir gelungen wäre, in den Centralbahnen die einzelnen Fasern verfolgen zu können. Hierfür muß ich hoffen, daß ich einmal Gelegenheit finde, größere Formen zu untersuchen.

Beginnen wir mit der Schilderung des Gehirns.

In demselben treten auf Fig. 3 *c* deutlich drei Teile hervor, wie sie auch USSOW zeichnet, von denen sich der erste, das Vorderhirn, sehr deutlich, fast knopfartig, von dem übrigen absetzt. IHLE faßt den ersten und zweiten offenbar als vorderen Hirnteil zusammen. Aus ihm entwickelt sich nach vorn der Schlundring, nach hinten ebenfalls eine Fasermasse, die anscheinend das ganze Hirn durchsetzt und in den Rückenstrang übergeht. Das Mittelhirn ist nur auf der Seite des Flimmertrichters stark entwickelt, dem sich zwei seiner Zellen dicht anlegen. Auf der andern Seite liegt es bereits im Bereich des vorderen Poles der Otolithenblase, durch die es stark räumlich beschränkt wird. So liegen seine Zellen größtenteils rechts unter dem Nervenstrang, nur wenige über und links von demselben. Die Fortsätze der meist uni- oder bipolaren Zellen scheinen zum Faserbündel zu ziehen, das aus dem Vorderhirn austritt. Auch im Hinterhirn, das sich durch die von SALENSKI bereits beschriebenen großen Zellen auszeichnet, liegt der Faserstrang dorsal. Auch dieser Teil des Gehirns gehört überwiegend der rechten Körperhälfte an.

Das Centralnervensystem besteht aus verschiedenen Zellarten.

Den beträchtlichsten Unterschied hob Salensky deutlich hervor: Le caractère qui signale la structure du ganglion céphalique chez les deux espèces d'*Oikopleura* que j'ai observées c'est la présence dans cet organe de cellules de deux sortes différentes. Les premières, plus menues renferment des noyaux comparativement pauvres en chromatine; elles donnent naissance à des différents prolongements: aux dendrites comme aux neurites. Les secondes plus volumineuses pourvues de gros noyaux avec un riche réseau de chromatine ne donnent qu'un nombre restreint de dendrites, ces dernières que chez *Oikopleura vanhoeffeni* j'ai désignées sous la dénomination de »grosses cellules« caractérisent ces deux espèces d'*Oikopleura* et se retrouvent probablement chez tous les espèces de ce genre.

Bereits in der ersten Arbeit hat er über die Verteilung der Zellen gesagt: Les premières (les grosses cellules) intéressent la partie postérieure et médiane du ganglion, les secondes siègent dans ces parties antérieure et inférieure.

Daß dies nur im allgemeinen gilt, werden wir gleich sehen, wenn wir jetzt mit der Betrachtung des Hinterhirns beginnen. Doch sagt bereits Salensky 1904, daß auf den großen Zellen rechts kleine Zellen aufliegen, die große Fortsätze nach hinten abgeben. Zu dieser Gruppe gehören nach ihm auch die beiden letzten Zellen des Ganglion.

In der Tat treffen wir im Hinterende des Ganglion kleine Zellen mit chromatinarmen Kernen. Dieselben habe ich mit E_1—E_4 bezeichnet. Die letzte dieser Zellen ist E_4, die schon fast auf dem Dorsalnerven liegt und spindelförmig, soweit ich sehe, bipolar, ist. Sie besitzt einen Kern, der chromatinarm ist, jedoch einen Nucleolus erkennen läßt. Sie liegt stets auf der rechten Seite des Faserbündels, Fig. 1 *c*, 3 *e*, 2 *b*. Ihm ungefähr gegenüber, auf der linken Seite des Faserbündels (*Nf*), liegt wenig weiter nach vorn der Kern E_1. Dicht an dem Hinterende dieser Zelle tritt stets ein Nerv ab, der zur Gegend der Kiemen verläuft; ob er aus der Zelle selbst hervorgeht, oder ob noch Fasern aus dem Nervenstrang an ihn abgegeben werden, kann ich nicht entscheiden. Die Zelle selbst macht auf dem Frontalschnitt einen multipolaren Eindruck (Fig. 3 *e*). Im Quer- und Längsschnitt 1 *n* und 2 *d*, läßt sich darüber nichts ermitteln. Der Kern gleicht dem der vorhergehenden Zelle, ist jedoch, wie die Zelle selbst, größer als dieser.

Die dritte der Endzellen, E_1, liegt auf der Ventralseite des Faserstranges *Nf*, dicht an E_2 geschmiegt, vgl. Fig. 1 *n*. Ihr Kern zeigt nur einen blassen Nucleolus im Hermann-Präparat. Ihre Form ergibt sich aus den Figuren, über ihre Fortsätze konnte ich nichts ermitteln, vgl. auch 2 *c*, 3 *c*, *d*.

Die kleinste und vorderste der Endzellen, E_1, endlich ist ein deutlich bipolares Element, das dorsal dem Faserstrang *Nf* aufliegt, Fig. 3*e*, *f*. Es liegt wesentlich weiter nach vorn verschoben, die Annäherung an E_2 in Fig. 1 *n* ist also nur eine scheinbare, beide gehören verschiedenen optischen Ebenen an. Der Kern, ebenfalls der kleinste unter den vier, zeigt den geringen Chromatingehalt und deutlichen Nucleolus wie E_3 und E_4. Fig. 2 *c* läßt ebenfalls deutlich seine Auflagerung auf den Nervenstrang erkennen. Die in fast gleichem Abstand von vorn gelegenen Kerne rechne ich schon zu andern Gruppen.

Genau E_1 gegenüber, auf der Ventralseite, beginnt die Gruppe der Riesenzellen, grosses cellules SALENSKY, deren ich bei meiner *Oikopleura* sieben im strengen Sinne finde. Ich schließe ihnen wegen gleichen Kernbaues noch zwei andre Elemente an, so daß ich im ganzen R_1—R_9 zähle. Betrachten wir jedoch erst die Riesenzellen sensu strictiore R_1—R_7. Ihre Kernverhältnisse stimmen bei *Oikopleura longicauda* mit der Schilderung SALENSKYS insofern überein, als sie keine deutliche Membran besitzen, sehr groß sind, so daß nur wenig Plasma sie rings umgibt; ein Nucleolus wurde dagegen stets vermißt. Im HERMANN-Präparat ist der Kern hell, er folgt in seinen Umrissen, nur wenig mehr an den Ecken und Kanten gerundet, den Formen des schmalen dunkleren Protoplasmamantels, der ihn umgibt. Zwischen den im Schnitt stets dicht aneinander liegenden dunklen Plasmasäumen zweier benachbarter Zellen tritt die Zellgrenze (soweit sie nicht tangential getroffen ist) immer als dunkle Linie mit großer Schärfe hervor. Wie gesagt, liegen die Zellen mit fast ebenen Flächen aneinander. Auch die Außenfläche dieser Gruppe als Ganzes bietet einfache Wölbung. Fortsätze habe ich an ihnen nie beobachtet, obgleich ich nicht ausschließen kann, daß solche möglicherweise an der Stelle, wo ihnen der Nervenstrang aufgelagert ist (Fig. 1 *i*), vorhanden sein könnten, wenn es mir auch nicht wahrscheinlich ist. Jedenfalls habe ich Gestalten, wie sie Fig. 19 SALENSKY 1903 zeigt, nie gesehen. Sie dürften der Ausdruck der schlechten Konservierung dieses Objektes sein, die SALENSKY versehentlich als eine vorteilhafte Maceration bezeichnet. Jedenfalls kommen seine Bilder von 1902 der Natur näher. Eine sehr gute Darstellung gibt dagegen IHLE 1906 Fig. 12, der auch richtig angibt: bij beschouwing van totaalpreparaten van de dorsale zijde ziet men er 7, die elk en vrij constanten vorm en ligging schijnen te bezitten. Auch hat er, sowenig wie ich, eine Kernmembran finden können. Nach alledem halte ich die Gesamtgruppe, die dem hohen Ectoderm in mancher Hinsicht ähnelt, nicht für nervös, sondern nur für ein Polster, sei es für die Otolithenblase, was mir am wahrscheinlichsten ist, sei es für den Nervenstrang.

Dies Zellpolster bildet den größten Teil des Hinterhirns, dessen untere und mittlere Partie es einnimmt, wie SALENSKY richtig bemerkt. Hier steigt es bis zu zwei Drittel der dorsoventralen Höhe des Ganglion empor. Oben median verläuft der Nervenstrang über ihm, nach rechts ist es bis über halbe Höhe nach abwärts von den Deckzellen bedeckt, nach links grenzen alle seine Zellen an die Otolithenblase. Eine von ihnen selbständige Wand der Otolithenblase habe ich nicht nachweisen können. Vielmehr finde ich die flachen Zellen, welche den dünnen Teil der Blase bilden, und deren Kerne alle in unmittelbarer Nähe des Hirnes liegen, nach ihrer Kernbeschaffenheit den Polsterzellen sehr ähnlich. Hinten schließen sich die Riesenzellen unmittelbar an E_3 an, nach vorn grenzen sie ans Mittelhirn.

Die Zahl sieben, die ich fand, steht zu SALENSKYs Angabe im Gegensatz, der nur vier bis fünf annimmt; das erklärt sich leicht aus ihrer Anordnung: die ganze Gruppe zerfällt nämlich in vier Stücke, die geldrollenartig hintereinander liegen, doch nicht geradlinig, sondern dem Bogen der Hörblasenwand angepaßt, vide 3 *d*. Nur die beiden mittleren Stücke des Polsters bestehen aus je einer Zelle, die von der Ventralfläche des Ganglion bis an den Nervenstrang heraufreicht. Es sind dies R_4 und R_5, vide Fig. 1 *k*, *l*, Fig. 2 *b*, *c*. Diese Zellen sind in der Längsrichtung des Tieres stark verkürzt, am größten in der Höhe, und bilden so zwei aneinander gelegte Kissen. Das vorderste Stück besteht aus zwei Zellen, einer dorsalen und einer ventralen. Die Grenzfläche verläuft dabei schräg von vorn unten nach hinten oben, Fig. 2*b*, 2*c*; die untere erreicht lange nicht den Nervenstrang, die obere fast vorn die Unterfläche des Ganglion. Die obere ist in der Höhen-, die untere in der Breitenausdehnung die größere, vgl. Fig. 1 *i*. Das hinterste Stück endlich setzt sich aus drei Zellen zusammen, einer oberen R_1 und einer unteren R_2, die sich vorn rechts etwa in halber Höhe berühren; zwischen sie keilt sich von hinten R_2 ein, sie links an der Hörblase ganz voneinander trennend, Fig. 2 *e*. Dieses Stück des Polsters liegt auch auf der linken Seite des Ganglion frei zutage, ist dagegen rechts relativ weit bedeckt (Fig. 1 *l* u. 1 *m*). An der linken Oberfläche des Ganglion sind also alle Riesenzellen, an der rechten und oberen keine, an der unteren nur R_2 beteiligt. Alle sieben Zellen grenzen an die Hörblase. Aus der beschriebenen Schichtung dieses Polsters in der Längs- und

Dorsoventralrichtung geht hervor, daß man die Gesamtzahl dieser Zellen zugleich nicht auf Frontal- oder Transversalschnitten trifft, sondern nur auf sagittalen, am besten solchen, die etwas von dieser Richtung abweichen, von rechts vorn ein wenig nach links hinten. Dies, glaube ich, erklärt völlig SALENSKYS Unterschätzung der Zellzahl.

Von den beiden noch zur Gruppe gestellten Zahlen liegt R_9 oberhalb, R_4, R_5 und R_7, das oberste Ende dieser Zellen von der Hörblase abdrängend, Fig. 1 *i* u. *k*, und letztere begrenzend. Rechts berührt sie daher den Faserstrang, zwischen dem und der Hörblase sie liegt. Sie zeigt einen großen runden Kern ohne Nucleolus, der im HERMANN-Präparat dem der Riesenzellen ähnelt. Ihre Lage wird ferner durch Fig. 3 *e* und 2 *c* und *d* illustriert.

R_8 endlich liegt vorn R_7 an, bereits am Beginn des Mittelhirns direkt unter dem Nervenstrang, quer durch die ganze, hier geringe Breite des Hirnes ausgedehnt, an dessen rechte Oberfläche sie stößt, während sie links die Otolithenblase berührt. Sie besitzt einen ovoiden Kern, der quer gestreckt ist und im feineren Bau dem von R_9 gleicht.

Die letzte Gruppe, Fig. 2 *c*, des Hinterhirns ist die der Deckzellen. Von ihnen liegt eine, die vorderste, dorsal dem Faserstrang auf (Fig. 2 *c*, 1 *k*), eine ganze Strecke vor E_1, etwa über R_7. Sie erscheint deutlich bipolar und besitzt einen Kern, der keinen deutlichen Nucleolus erkennen läßt, dagegen chromatinreich erscheint.

Die drei andern Zellen liegen der rechten Seite des Hirns auf. Sie haben große, scharf begrenzte Kerne, die in der Mitte eine Verdichtung des Chromatins, aber, wie gesagt, keinen deutlichen Nucleolus zeigen. Man übersieht sie am besten in Fig. 2 *b*. Am tiefsten liegt der letzte, D_3, am weitesten dorsal der zweite der Reihe D_2.

Dasselbe geht aus den Querschnitten 1 *k*, *l*, *m* und dem Frontalschnitt 3 *d* hervor. Was mir über die Form und Bedeutung dieser Elemente bekannt ist, sieht man aus den Figuren. Ihre Fortsätze habe ich nicht mit Sicherheit erkennen können, es handelt sich jedoch wohl um dieselben Zellen, für die SALENSKY den großen, nach hinten gerichteten Fortsatz abbildet, Fig. 19, 1903.

Das schwierigste Kapitel für die Besprechung ist wohl das Mittelhirn, da sein Übergang nach beiden Seiten in Vorder- und Hinterhirn für die Querschnitte eine Kenntnis der Elemente dieser beiden Gehirnteile voraussetzt, wenn man Anfang und Ende des Mittelhirns erkennen will. Dazu kommt die eigenartige Form, die nach vorn fast flach, nach rechts oben und unten konvex gewölbt, nach links konkav ist, und endlich die Anlagerung von zur Statocyste gehörigen Elementen.

Den Bau der meisten in Betracht kommenden Zellen habe ich nicht sicher ermittelt. Die Mehrzahl derselben liegt mit breiter Basis der Peripherie an und verjüngt sich, vermutlich unipolar, gegen das Centrum und den Nervenstrang. So hat sie bereits SALENSKY von *O. vanhoeffeni* beschrieben: La plupart de ces fibrilles se dirigent de la périphérie du Ganglion vers son centre ou plutôt de sa gauche vers sa droite. (Fig. 2 *b*, *c*, *d*.) Ich unterscheide unter den so gearteten Zellen zwei Gruppen: die ventrale Mv und die rechts lateral gelegene Ml.

Die eine der Mv-Zellen liegt direkt unter der uns bereits bekannten R_8 und bildet mit ihr zusammen gewissermaßen eine Scheidewand gegen das Hinterhirn (Fig. 1 *h* Mv_7). Von allen Mv-Kernen hat sie den undeutlichsten Nucleolus. Die übrigen besitzen einen deutlichen Nucleolus und sind sonst chromatinarm. Fünf von ihnen, Mv_1—$_5$, bilden eine deutliche Gruppe an der Basis des Mittelhirns. Die Kerne der vier hinteren Elemente sind gleich groß, der vordere ist etwas kleiner. Am besten übersieht man die Lage dieser Gruppe in Fig. 3 *a*, die beiden hinteren Mv_3 und Mv_5 zeigt uns dann auch Querschnitt 1 *g*, während der nächst vordere Schnitt die drei andern bringt. Der mittelste und vorderste von diesen ist leicht an seiner Kleinheit kenntlich. In der Sagittalschnittserie muß sich natürlich, wenn wir von links nach rechts gehen, zuerst der bereits im Winkel an der Otolithenblase (Fig. 3 *c*) gelegene Kern Mv_1 finden, das nächste Bild zeigt den kleinen Kern Mv_3 neben Mv_4 und das dritte Mv_5 und Mv_2.

Der letzte Kern Mv_6 (2 *c*, 3 *a*) der ventralen Gruppe ist hierher gezogen, entsprechend dem mit Mv_2 genau übereinstimmenden, nur wenig kleineren Kernbau. Wir werden ihn jedoch mit den Kernen der Vorderwand des Mittelhirns besprechen.

Lateralkerne finden wir sieben, Ml_1—Ml_7. Wir besprechen dieselben (Fig. 2 *a*, *b*), ihrer Reihenfolge von unten nach oben nachgehend. Wir können dann zunächst eine unterste Reihe Ml_1 und Ml_2 finden, von denen die vordere Zelle Ml_1 bereits in der tiefsten optischen Ebene unsres untersten Hirnfrontalschnittes ihren Kern zeigt, die hintere Ml_2 erst in einer höheren. Die tief basale Stellung von Ml_1 zeigt auch Fig. 1 *e*, während etwas höher in Fig. 1 *f* der Zellkörper von Ml_2 sichtbar wird, deren Kern erst der nächst hintere Schnitt bringt. An demselben ist seine stark periphere Stellung auffällig. Auf dieser Reihe liegt eine zweite dreizellige Ml_3, Ml_4, Ml_5, von denen Ml_5 auf Ml_2, Ml_4 auf Ml_1 liegt (Fig. 2 *a*, *b*). Auf letzterer ruht, doch etwas nach vorn und innen verschoben, Ml_3. Die ganze Reihe übersieht man in Fig. 3 *c*, die Serie Fig. 1 *e*, *f*, *g* bringt sie eine nach der andern. Die

Zellen Ml_6 und Ml_7 setzen nun, je gewissermaßen für sich eine Etage bildend, die senkrechte Reihe Ml_2, Ml_5 nach oben fort. Fig. 2 *a*, *b* und Fig. 1 *g*. Dabei erreicht Ml_9 bereits die Rückenseite des Ganglion, so daß sie mit ihrem großen Kern in der Ansicht von oben ein ähnliches Bild gibt, wie D_2 im Hinterhirn. Ml_6 zeigt im Frontalschnitt eine spitze Ausziehung gegen die Flimmergrube hin, die in manchen Präparaten noch deutlicher als in dem Fig. 3 *d* ist. Ich konnte nicht unterscheiden, ob ihr peripheres Ende bereits zur Wand der Flimmergrube, die in Fig. 3 *d* nicht gezeichnet ist, gehört und deren Lumen erreicht, oder von letzterem durch eine Membran getrennt ist, die andern Zellen zugehört. Das gleiche gilt von der kleinkernigen Zelle $\varDelta$, die ihres Kernbaues wegen der Lateralgruppe nicht zugerechnet ist. In demselben konnte ich meist einen Nucleolus nicht deutlich erkennen. Bei diesen beiden Zellen handelt es sich übrigens genau um die Gegend, aus der SALENSKI seinen Flimmergrubennerven entstehen läßt, der nach den Zeichnungen auch weiter nichts ist, als die vorspringende Ecke einer Zelle. Den von ihm beschriebenen Nerven zum Mesenchym sah ich bei *Oikopleura longicauda* nicht. Etwas einwärts von $\varDelta$ findet sich ganz im Innern des Ganglion der Kern *I*, der anscheinend einer multipolaren Zelle zugehört, vgl. Fig. 3 *d*, 1 *f*, 2 *b*. Sie hat einen kleinen chromatinarmen Kern mit deutlichem Nucleolus.

Im Dach des Mittelhirns finden wir endlich über dem Faserstrang und vor Ml_7 noch die Zellen *E* mit kleinem Kern lateral und *H* mit großem Kern median. Letzteres Element macht einen multipolaren Eindruck. Wenn wir nun nach der Vorderseite herumgehen, ist es praktisch, zuerst einen Kern zu erwähnen, der unmittelbar unter dem Nervenstrang Fig. 2 *d*, doch etwas mehr nach links im Innern des Hirns, ziemlich weit vorn an der Grenze des Vorder- und Mittelhirns getroffen wird. Er ist mit Θ bezeichnet und wird in Fig. 3 *c* und 1 *c* leicht wiedererkannt. Er besitzt einen großen chromatinarmen Kern mit deutlichem Nucleolus. Außer ihm bilden drei Zellen von unten nach oben Ma_1, Ma_2, Ma_3 die Vorderwand des Mittelhirns. Sie erreichen links bereits die Oberfläche und grenzen an die Hörblase. Ihre Kerne gleichen dem von Ma_4, man erkennt sie leicht in Fig. 1 *e*, *f*, doch hat man hier die Schwierigkeit, daß sie mit Kernen des Vorderhirns sich bereits auf demselben Schnitt finden. Die günstigsten Bedingungen, die gegenseitige Verbindung und Absetzung der beiden Hirnteile zu erkennen, geben die Längsschnitte 2 *d* und *e*, die auch unsre anteriore Gruppe schön zeigen, und Fig. 3 *a*—*d*. Über die Bedeutung dieser Zellen bin ich mir nicht klar geworden.

Anschließend an das Mittelhirn, möchte ich gleich die Otolithenblase beschreiben. Ihre dünne Wand wird, wie bereits von früheren Beobachtungen angegeben, von ganz flachen Zellen gebildet. Ich finde die Kerne derselben stets in nächster Nähe des Mittelhirns, gerade da, wo sich die Blase aus ihm vorwölbt, während die freie Wölbung links kernfrei ist. Von den hier in Betracht kommenden Kernen ist der R_9 aufgelagerte o_1 so durch seine Kleinheit und Chromatinarmut von den andern unterschieden, daß ich nicht glaube, in der Zelle, die auch IHLE 1904 Fig. 12 abbildet, ein den andern gleichartiges Gebilde sehen zu dürfen. Von ihr und R_1 aus schiebt sich eine Zelle mit großem flachen Kern hinten dorsal auf die Otolithenblase o_2 (Fig. 3 *f*, 2 *e*, 1 *e*). Eine zweite und dritte solche Zelle liegen ganz vorn, ebenfalls dorsal (o_2 u. $_4$, Fig. 1 *e*, 2 *f*, 3 *e*). Von ihnen liegt o_4 etwas mehr median und tiefer, schon fast in der Konkavität des Ganglion, während sich o_3 nach außen oben und vorn an sie anschließt. Die fünfte Zelle findet sich endlich vorn ventral neben *Ma* (Fig. 1 *e*, 2 *e*, 3 *a* u. o_2). Der Otolith selbst ist im Präparat nur als eine feine Membran zu erkennen, wohl kugelig, doch meist ein wenig geschrumpft, der vorn dorsal ein wenig Protoplasma mit Kern o_6 aufsitzt. Daß sich sonst hier in unsern Präparaten keine Substanz findet, ist nicht wunderbar, da die meisten Reagenzien (MÜLLER, Sublimat usw., auch das meist sauer reagierende Formol) ein so kleines Körnchen Kalk natürlich sofort lösen würden.

Wichtiger scheint mir das Folgende: Erstens habe ich feinste Härchen nie gesehen, die sonst für dies Organ angegeben werden, vermutlich nach einer Angabe KUPFERS. Hin und wieder sah ich feinste, unregelmäßig gebogene, granulierte Fäden die Blase in Richtung auf den Otolithen hin durchsetzen, aber auch in andern Richtungen verlaufend, zum Teil verzweigt. Es scheinen mir diese Bilder Gerinnsel zu sein, mit der Hörfunktion oder dem Gleichgewichtssinn kann ich sie nicht in Zusammenhang bringen. Dann habe ich auch keinerlei Gebilde bemerkt, mit denen der Hörstein befestigt sein könnte. Da nun trotzdem der Kern sich stets an derselben Stelle findet, so bleibt nur die Annahme, daß die Blase mit einer Gallerte, vielleicht von ähnlicher Beschaffenheit wie der Chordainhalt, erfüllt sei. Wie und als was soll dann aber der ganze Apparat funktionieren?

Im übrigen haben wir ja das für unsern Zweck Wesentliche von diesem wohl als Hirnteil aufzufassenden Apparat gesagt.

Das Vorderhirn stellt einen zwiebelförmigen Körper dar, dessen vorderes spitzes (Stengel-) Ende in den Schlundring sich fortsetzt, während das stumpfe (Wurzel-) Hinterende sich deutlich abgesetzt an das Mittelhirn anlegt. Im Innern habe ich nie eine Höhle gefunden. Die Zellen liegen größtenteils an der Oberfläche, doch fand ich auch im Innern des Vorderhirns Zellen. Ob Fasern diesen ganzen Hirnteil durchsetzen, ohne in Zellen überzugehen, vermag ich nicht anzugeben. Die meisten Zellen sehen bipolar aus, worin ich Ihles Ansicht beitrete, ihr längeres Vorderende geht in einen Fortsatz über, der in den Schlundring eintritt. Nur bei wenigen Zellen verhält sich der vordere Fortsatz anders. Um uns zunächst auf der Oberfläche dieses Gebildes zu orientieren, suchen wir uns einige markante Punkte. Solche finde ich auf dem Rücken in der riesigen Zelle y und auf der linken Seite in den kleinen s_1 u. s_2 (Fig. 3 *a*—*c*, 2). Ich will nun nach der Schnittserie 3 die Zellen des Vorderhirns darstellen, mich hin und wieder auf Serie 2 beziehen und dann, gewissermaßen zur Kontrolle, Serie 1 hinstellen.

Fig. 3 *a* zeigt uns an die nur wenig mitgetroffene Zelle s_1 angeschmiegt einen großen Kern und Zelle a_1 und etwas dahinter s_4. Neben a_1 liegt medioventral a_2, auch mit sehr großem Kern, dann folgt nach rechts mit Kernen verschiedener Größe die v-Gruppe. Die Basis der Zwiebel wird in dieser Ansicht von drei Zellen: p_{1-3} eingenommen, die etwas kleinere Kerne als die a-Zellen haben. An sie schließt sich links oben eine weit vorspringende Zelle z an, in der gleichen Höhe mit s_1 und s_2 gelegen, links finden wir eine weniger vorspringende Zelle x in gleicher Lage. Beider Kerne sind bereits angeschnitten, zeigen sich in ihrer vollen Größe jedoch erst in 3 *c*. In dieser Figur finden wir nun deutlich die charakteristischen Zellen s_1 und s_2, erstere gibt nach vorn einen feinen Fortsatz, an dem sich, glaube ich, auch s_2 beteiligt. Derselbe verläuft zuerst nach vorn ein wenig lateral und abwärts gerichtet und zerfällt in eine Anzahl Fäden, die zu dem Sinnesorgan der Oberlippe treten (Fig. 6). An beide Zellen schmiegt sich ventral a_1, dorsal s_3 an, ebenfalls große Zellen mit großem Kern.

Betrachten wir Fig. 2 *f*, so wird uns das leicht verständlich. Wir finden etwa in gleicher Höhe die Kerne von s_1, s_2 und z, erstere an ihrer charakteristischen Form leicht kenntlich. Die geringe Abweichung nach oben erklärt, warum s_2 im Schnitt 3 *a* und *b* nicht angeschnitten ist. Oben schmiegt sich s_4, unten a_1 und hinter ihm s_4 an die Gruppe an. Ganz oben treten die wechselnd großen Kerne der l-Gruppe auf. Die nächsten Sagittalschnitte zeigen unten an der Basis der Reihe nach 2 *e* : p_1, 2 *d* : p_2 und 2 *c* : 2 *b* : p_3, und vor dem Kern p_2 liegt deutlich a_2.

Wenn wir nun an der Basis in den nächsten Horizontalschnitt aufsteigen, so treffen wir über x die Riesenzelle y. Sie ist im Vorderhirn ein Unikum, außer der Größe von Kern und Plasmaleib charakterisieren sie in manchen HERMANN-Präparaten schwarze Granula und geben ihr ein von allen andern Vorderhirnzellen abweichendes Aussehen. Ihr starker vorderer Fortsatz läßt sich an der Oberfläche bis in die Wurzel des Schlundringes verfolgen und bietet so eine schöne Grenze. Der Zellleib ist durch seine Größe bis auf den Vorderrand der dorsalen Mittelhirnoberfläche geschoben, so die Ringfurche zwischen beiden Hirnteilen ausebnend. Sehr deutlich zeigt sich an diesem mächtigen Element die Asymmetrie des Vorderhirnes. Im Sagittalschnitt sehen wir Zelle y Fig. 2 *c* ebenfalls über x gelegen.

Von y und den uns bekannten Zellen der Basis und der Unterseite begrenzt, treffen wir rechts die Gruppe v. Von ihren Elementen lehnt sich rechts eng an den Fortsatz von y ganz vorn die großkernige Zelle v_4 (Fig. 3 *d*, 2 *c*). Etwas tiefer folgt dann am weitesten lateral Fig. 3 *e* v_1, v_2 und v_3, von denen die dorsaleren v_7 und v_3 kleinere, v_2 einen großen Kern hat. In gleicher gegenseitiger Lage zeigt sie Fig. 3 *c*, in der Kern v_2 nur angeschnitten ist. Weiter ventral zeigt uns dann Fig. 3 *a* (3 *b* ist nur eine zweite Skizze für den höchsten Horizont desselben Schnittes, der für das Vorderhirn wenig Interesse hat) v_2 in ganzer Größe und v_5 vorn und v_6 weiter hinten, letztere mit ihrem Kern dem von a_2 benachbart, wie es dem Bild in Schnitt 2 *c* entspricht. Hier erweisen sich v_5 und v_6 deutlich als s_1 und s_2 entsprechend, indem auch sicher v_5, mir scheint jedoch beide gemeinsam, einen Nerv nach vorn entsenden, der genau dem bei s_1 und s_2 geschilderten symmetrisch sich verhaltend, zu dem Sinnesorgan der Oberlippe zieht. Beide Nerven scheinen entweder dem vorderen der beiden feinen Nervenpaare zu entsprechen, die USSOW für *Fritillaria* vom Vorderhirn abgehen sah, oder beiden.

Es bleibt uns nun noch die von s_1 und s_2 einer- und y anderseits begrenzte Gruppe l zu besprechen. Wie an y sich rechts v_4, so lehnt sich links l_7 an (Fig. 3 *e*, 2 *d*), neben ihr liegt l_6. Von den übrigen bilden l_1, l_2, l_3 fast eine Reihe, die wir in Fig. 2 *f* und 3 *d* sehen; l_1 ist hier nur angeschnitten, da sie, wie 2 *f* zeigt, einer etwas höheren Ebene angehört, ebenso l_4, die schräg medial dahinter liegt, dafür aber in der Sagittalschnittserie erst im nächst medianen Schnitt 2 *e* erscheint. l_2 endlich liegt stark nach vorn vorgeschoben über und einwärts von s_5, Fig. 3 *d*, 2 *c*.

An inneren Kernen haben wir fünf große und fünf kleine. Von letzteren liegen zwei vorn median hintereinander, δ und e (Fig. 2 ε, 3 *d*), zwei, α und β, dicht innen y an (Fig. 3 *d*), bedeckt von l_7 (3 *d*, 2 *d*). Links und ventral von ihnen liegt der große Kern T, dicht innerhalb von s_4 und l_2 (Fig. 3 *c*, *d*, 2 /*e*, *e*), hinter diesen der kleine Kern γ (Fig. 2 *d*, 3 *c*). Endlich liegt wenig medial von T der große Kern B (Fig. 3 *c*, 2 *e*) und rechts hinter diesem der große Kern A_1, dicht benachbart v_2 und v_3 (vgl. Fig. 3 *c*, 2 *c*). Vorn innen liegen endlich, links und rechts dicht hinter ε sich anschließend, die mittelgroßen Kerne A und A_2 (vide 3 *c*, *d*, *e*).

Nach diesem brauche ich, glaube ich, eine genaue Erläuterung der Querschnittserie nicht mehr zu geben. Wer eine Kontrolle an der Hand dieser Figur vornehmen will, dem wird sie, glaube ich, nicht schwer werden. Bemerkt sei noch, daß sich diese Angaben auf das Studium von 20 Schnittserien stützen, die betreffend die Riesenzellen im Hinterhirn ließen sich auch am Totalpräparat bestätigen.

Ich möchte hier noch zur Frage der Symmetrie zurückkehren. Die Einseitigkeit von Statocyste und Flimmertrichter, sowie der asymmetrische Bau des Darmes und hinteren Teiles des Körpers lassen Asymmetrie sehr erklärlich erscheinen. Immerhin steht das Vorderhirn, außer mit den hinteren Hirnteilen, nur mit symmetrischen Organen in Verbindung. Eine solche Symmetrie zeigen auch die kleinen Nerven, aber bereits die Kerngröße der zugehörigen Zellen drückt deutlich eine Asymmetrie aus, nur δ, ε, A_2 und A lassen etwas von Symmetrie erkennen. So ist bei der geringen Kenntnis der Nervenbahnen hier nicht weiter einzudringen, doch ist damit noch nicht ausgeschlossen, daß es bei andern Formen gelingt.

Über den Verlauf des Schlundringes, über dessen feinere Struktur ich keine Angaben machen kann, brauche ich nach der schematischen Abbildung Textfig. *a* nichts mehr zu sagen. Er folgt dem inneren Rand des hohen Ectoderms und trägt auf etwa der Grenze des ersten Drittels ein Ganglion. Vier Zellen konnte ich in allen Serien deutlich erkennen, von innen gezählt zuerst liegt im Sagittalschnitt eine deutlich isolierte, nach innen vorspringende Zelle mit blassem Kern und deutlichem Nucleolus, vgl. Fig. 4 *a* und das Totalbild des Ganglion Fig. 5. Dann folgten zwei Zellen, eine innere kleinere und eine äußere größere, und endlich, gegen das Ectoderm zugewendet, noch eine größere, Fig. 3 *c*. Die relative Distanz dieser Elemente ist sehr konstant, ebenso die relative Kerngröße. Alle Elemente halte ich für bipolar, doch werden auch darüber wohl größere Formen noch mehr erkennen lassen.

Der Nerv läuft nun unverändert ventral rechts um den Schlund herum, bis er an der Unterseite des Körpers die Geschmacksknospe erreicht. Auf dem Wege dahin sah ich ihn keine Zweige abgeben, obgleich die Tastorgane zum Teil in nächster Nähe liegen.

Die Geschmacksknospe liegt auf der Unterseite des Körpers (Fig. 6 *a* und *b*) dicht hinter dem vorderen Rand der Oikoplastenzone, die hier eine ziemlich tiefe, quere Einfaltung zeigt. Am Grunde derselben ist das Oikoplastenepithel von einem queren Spalt durchbrochen. Zu diesem wenden sich die peripheren stabartigen Enden der 30 Schmeckzellen, während der Kern in dem proximalen, flaschenförmig aufgetriebenen Ende liegt, nur bei wenigen an der Peripherie des Organs gelegenen Zellen liegt er nicht an der inneren Grenze des Epithels, sondern mehr in der Mitte der Zelle. Centralwärts geht jede Zelle rasch verjüngt in einen Fortsatz über. Alle Fortsätze zusammen (Fig. 9) bilden den Schlundring. Wenn wir also eine kontinuierliche Verbindung dieser Sinneszellen mit den Ganglienzellen des Vorderhirns nicht annehmen wollen, was wohl das Richtigste wäre, so müßte der Kontakt im Nervenring gesucht werden!

Das Mosaikbild, das die Betrachtung des Organs von innen bietet, zeigt Fig. 8.

In der Mitte stehen sich zwei Paare von Zellen etwas schräg gegenüber, $a\,b$ und $\alpha\,\beta$, von jeder der vier Zellen geht eine Reihe von drei Zellen, von a und b nach rechts, von α und β nach links, zwischen b_1 und$_2$ bzw. β_1 und $_2$ liegt symmetrisch peripher eine kleinkernige Zelle c und γ, mundwärts von α_3 und a_3 die Zelle δ bzw. d. Alle Kerne dieser Zellen liegen in einer Ebene. Median von δ und d und mundwärts der α- bzw. α-Reihe findet sich dann jederseits noch ein großer Kern und Zelle e und ε in einer tiefen optischen Ebene. Endlich schließt sich lateral von der Reihe b_3, a_3, d, bzw. β_3, α_3, δ noch eine Reihe von vier Zellen an, deren kleinere Kerne mehr in der Mitte der Zelle, also tiefer im Epithel gelegen, ebenfalls in tieferer optischer Ebene erscheinen.

Auch hier gilt, was für das Gehirn bemerkt wurde. Bei andern Querschnitten des Tieres, von denen mir günstig orientierte nur vier vorlagen, tritt die Übereinstimmung mit dem gezeichneten Bild sehr klar hervor, ich gebe jedoch zum besseren Verständnis einen Frontalschnitt des Tieres, der den Gesamtbau des Organs gut verstehen läßt. Bis auf den kleinen Porus Fig. 10 *b* ist es von den peripheren Enden übergelagerter Oikoplasten völlig bedeckt. Leider waren dieselben nicht sehr schön dargestellt, so daß ich Zellgrenzen auf große Strecken nicht erkennen konnte. In dieser Figur sind die Zellen mit den der Fig. 8 entsprechenden Buchstaben bezeichnet. Ich überlasse es dem Leser, den Vergleich durchzuführen.

Wie ich nachträglich sehe, hat schon Lohmann dies Organ bemerkt und als Kehldrüse gedeutet. Er hat offenbar die Nervenversorgung nicht bemerkt. Danach müßte die Drüse eins der wichtigsten Organe des Körpers sein, da sie zwei so mächtige Nerven enthält. Das allein läßt schon die Deutung als Sinnesorgan plausibel erscheinen. Diese Auffassung wird durch das Verhalten der Fasern zu den einzelnen Organzellen noch gestützt. Übrigens hat Lohmann, der doch sonst das Verhalten des drüsigen Epithelteiles so genau bis ins einzelne verfolgt hat, eine secretorische Funktion dieser Elemente nicht beobachten können. Auch der von den andern Drüsenzellen des Ectoderm im Habitus völlig abweichende Kern, der dem der Ganglienzellen gleicht, stützt unsre Auffassung.

Damit ist gesagt, was über den Vorderteil des Nervensystems zu sagen war, und wir können uns jetzt der Betrachtung des Rückenstranges zuwenden, dessen Ursprung aus dem Schema Fig. *a* ersichtlich ist.

Die Literatur über den Schwanznerven haben wir oben bereits kurz erwähnt, sowie die Frage nach der segmentalen Anordnung seiner Ganglien. Zuletzt und am eingehendsten hat Seeliger diese Ganglien beschrieben, wir müssen ihn weiter zum Vergleich heranziehen. Eine Konstanz der Ganglienzellen erwähnt er nicht, ein »meist«, »gewöhnlich« mildert hier seine Angabe stets nach dieser Richtung. Daß er das Problem gesehen, wenn auch den Grad der Konstanz unterschätzt hat, zeigen die Worte, in denen er seine Anschauung über die Dissoziation der Ganglien beschließt: Wahrscheinlich würde auch in manchen andern Fällen, in denen die Zählung der Ganglien unsicher erscheint, durch Vergleichung zahlreicher Individuen und Feststellung der individuellen Variationsgrenzen Gewißheit zu erlangen sein.

In erster Linie betont er jedoch überall die Variabilität der Ganglien.

Betrachtet man die Zellen, so trifft man (fast) völlige Konstanz.

Innerhalb des Rumpfes sind dem Rückenstrang vier spindelförmige (ich vermeide absichtlich den Ausdruck bipolare) Zellen eingefügt. Die erste liegt unterm Oesophagus, zwei an der Stelle, wo der Strang zwischen Magen und Leber durchtritt, und eine kurz vor dem Austritt in den Schwanz. Alle diese vier Zellen habe ich nicht gezeichnet. Nerven sah ich auf dieser Strecke nicht abgehen.

Die ganglienähnlichen Anschwellungen des Schwanzes besprechen wir in Gruppen, wie sie etwa den Abschnitten der Muskulatur entsprechen. Die Beziehungen der letzteren zum Nervensystem werden wir dann später ansehen. Die Zellen des Schwanzes haben wir numeriert. Wir gehen zunächst einen typischen Fall durch (Fig. 13, 14). Der Vergleich mit SEELIGERS Fig. 25 und 26 zeigt manche Abweichungen, doch sind diese Figuren nicht so genau, wie für einen Vergleich nötig. Das zeigt auch die Einzeldarstellung der Fig. 30. Fälle, wie sie SEELIGER Fig. 31 gibt, sind mir nie vorgekommen. Dazu ist zu bemerken, daß die Schnittmethode bei einem so durchsichtigen Objekt für die Zellzählung nur Fehlerquellen bildet. Doch habe ich auch an Schnittserien, deren Schwanzregion ich studiert habe, stets alle zwölf Zellen dieses Segments gefunden.

Gruppe 1 umfaßt drei Ganglioide. Das erste von niemand bisher beschriebene liegt dicht am Vorderende und besteht aus vier kleinen Zellen. Die Kerne zweier derselben sind etwas gestreckter als die andern, vom Plasma ist kaum etwas zu sehen.

Das zweite enthält drei Zellen, ihre Kerne sind größer, zwei sind breit oval und blaß, der dritte schmaler und dunkler. Vom Plasma ist so wenig zu sehen wie im ersten.

Es folgt das Hauptcaudalganglion mit 28 Zellen sehr verschiedener Natur. Zum Studium derselben eigneten sich sieben Totalpräparate und etwa ebenso viele Schnittserien von verschiedener Richtung. In Serie 12 ist das Ganglion etwas verkantet, so daß die rechte Seite etwas nach oben gekommen ist. Die ersten drei Zellen: ein ganz kleiner dunkler Kern und zwei in ihrer Beschaffenheit den helleren 6 und 7 des vorigen entsprechende, könnte man noch als ein besonderes Ganglioid abtrennen. Es folgen dann acht kleine Zellen mit deutlichem Plasmaleib und chromatinarmem Kern mit Nucleolus, wie die meisten Vorderhirnzellen ihn aufweisen. Von ihnen stehen die ersten beiden hintereinander, die übrigen paarweise. Hinter dem letzten Paar 17, 18 liegt dann links ein großer Kern mit großem Zellleib, aber etwas blasserem Nucleolus, 21, und ihm gegenüber als Partner 20, eine kleine Zelle mit kleinem Kern, wie 11—18. Unter den letztgenannten Paaren findet sich dann noch eine langgestreckte Zelle mit großem Kern, der chromatinreich ist, aber keinen Nucleolus zeigt, 19. Hinter 20, also 21 schräg gegenüber, liegt eine ebenfalls sehr große, ihr sehr ähnliche Zelle, 23, wieder mit einem kleinen Kern, der etwa Kern und Zelle 20 gleicht. Die beiden großen Zellen springen seitlich vom Ganglion als deutliche Buckel hervor, Fig. 14 *Ic*, wo man auch sieht, daß sich ihr Kern mit Karmin nur schwach färbt. Hinter 23 schließt sich eine lang spindelförmige Zelle 25 an mit einem Kern ohne Nucleolus. Derselbe ist groß, oval und gleicht dem von 19. In der Ecke zwischen beiden liegt oberflächlich 27 und ihr gegenüber 26, beide zu dem Typus mit chromatinarmem Kern gehörig und ähnlich 11—18 usw. Unter 27 etwas proximal liegt Kern 24, einer großen spindelförmigen Zelle angehörig, von der ich (in Fig. 15 *c*) deutlich einen Fortsatz nach hinten abgehen sah. Es folgen nun auf der rechten Seite noch vier Zellen: 28, 29, 33 und 36, von denen die ersten zwei etwas kleiner sind, sonst gleichen alle genau den Zellen 11—18 im Bau. Den letzten beiden liegt je auf der andern Seite eine Zelle gleicher Art gegenüber: 32 und 35, und ventral und lateral von 33 auch noch eine solche. Endlich liegen noch dem Caudalende von 25, eng aneinander geschmiegt, die kleinkernigen Zellchen 30 und 31 auf.

In diesem Ganglion vermissen wir wieder die Symmetrie, wenn sich auch vielleicht Spuren derselben finden ließen. Auch die Querschnitte, die ich natürlich ebenfalls untersucht und analysiert habe, lassen Symmetrie vermissen. Spuren von Symmetrie treten besonders an den Zellen 32, 33 und 35, 36, sowie 13, 14 und 16, 15 hervor, auch die beiden Zellen 23 und 21 können wir als symmetrisch ansehen und ihre Verschiebung aus Rücksichten auf die räumliche Beschränkung erklären, sowie manche andre Asymmetrie wieder auf diese Verschiebung zurückführen. Immerhin will mir eine völlige Zurückführung dieser Verhältnisse auf eine symmetrische Grundform nicht gelingen. Vielleicht gestaltet sich das günstiger, wenn sich an größeren Formen mehr über die Bedeutung der einzelnen Zellen ermitteln läßt, so daß wir dadurch die Homologen beider Seiten erkennen lernen.

Die zweite Gruppe des Schwanzes besteht aus drei ganglienartigen Anschwellungen. Die erste 14 *IIa* ist zweikernig 37, 38. Die Kerne sind chromatinreich, der eine ist blasser und breiter als der andre. Vom Plasma konnte ich nur bei dem breiteren ganz wenig erkennen.

Das zweite Ganglioid zeigt zwei 39, 40, dunkle langgestreckte Kerne, läßt aber ebenfalls nichts erkennen vom Plasma, ein Nucleolus fehlt diesen Kernen.

Das folgende Ganglion besteht aus vier Zellen, von denen zwei, 41 und 42, einen großen runden Kern zeigen, um den sich deutlich das Plasma der eine kräftige Vertreibung des Stranges bedingenden Zelle nachweisen läßt. Die beiden andern Kerne sind kleiner, von ihrem Plasma ist so gut wie nichts zu bemerken. Über den feineren Bau derartiger Ganglien siehe Gruppe IV.

Gruppe 3 zeigt zwei Ganglien, beide zweizellig, das erste, 45, hat einen Kern, der dem von 41 und 42 ähnlich ist, doch ist vom Protoplasma wenig zu sehen und die Auftreibung des Stranges gering. Kern 46 ähnelt Kern 37.

In Ganglioid III_6 finden wir die Kerne rundlich, mittelgroß, wie homogen erscheinend, ohne daß im Totalpräparat eine Spur von Plasma zu sehen wäre. Ich bin mir nicht bewußt, daß das Schuld der Präparationsmethode ist, und führe es nur als unterscheidendes Merkmal an, Plasma und Fortsätze möchte ich später bei größeren Formen studieren.

Gruppe IV zeigt drei gleichartige Ganglien, jedes aus vier Zellen bestehend, je zwei großen und zwei kleinen. Seeliger hat dieselbe nach einem Schnitt in seiner Fig. 30 abgebildet. Die großen Zellen 49, 50, 53, 54, 59, 60 lassen deutlich den Plasmaleib erkennen und zeigen einen runden, leuchtend roten Kern (oder Kernkörperchen?) von geringer Größe. Das betreffende Volum des Zellkörpers bedingt eine deutliche Ausbuckelung des Rückenstranges. Der Schnitt Fig. 16 zeigt ein Ganglion, und zwar die Zellen 53—56. Es ergibt sich, daß 49, 50 usw. genau wie die Mehrzahl der Ganglienzellen im Hauptganglion gebaut sind. Dagegen stimmen die kleinen Zellen 6 und 7, 37, 38 usw. überein in der ovalen Gestalt des ziemlich dunklen Kernes und der völligen Unsichtbarkeit von Protoplasma im Totalpräparat. Der Schnitt zeigt jedoch Spuren davon.

Was die Stellung der Kerne betrifft, so gibt Seeliger den klassischen Fall, von dem unser Bild IV *b* bereits abweicht, nämlich: in Ganglion *a* und *b* jedesmal die großen Zellen proximal, die kleinen 51, 52 und 55, 56 distal, in *c* umgekehrt die kleinen 57, 58 vor den großen.

Im folgenden werden uns Zellen häufig begegnen, die mit den großen 45, 50 usw. im Bau übereinstimmen, wir werden sie schlechthin mit der Bezeichnung »große Ganglienzellen« als genügend charakterisiert erachten. Demgegenüber umfassen die »kleinen Zellen« anscheinend mehrere Kategorien, so daß bei ihnen noch Weiteres zu erwähnen bleibt.

Von der nächsten Gruppe V besteht der Zellkomplex V*a* nur aus drei kleinen Zellen, aber von verschiedenem Typus. Während uns 61 und 62 den gestreckten Kern zeigen, den wir schon so oft trafen, zeigt 63 einen ganz kleinen, kreisrunden Kern, vielleicht nur den Nucleolus eines sehr chromatinarmen Kernes. Vom Plasma ist bei keinem dieser Elemente etwas zu bemerken.

Das folgende Ganglion besitzt zwei deutliche große Ganglienzellen 64 und 65 und bedingt dementsprechend auch deutliche Vorwölbung des Rückenstranges. Außerdem findet sich hier noch ein kleiner Kern von unregelmäßig ovaler Form, sonst sieht Kern 66 wie 61 und 62 aus.

Ganglioid V*c* zeigt zwei Kerne wie 61 ohne sichtbares Plasma, wir bezeichnen sie 67 und 68.

Gruppe VI enthält drei Ganglien, und zwar als erstes einen einzigen kleinen, runden, dunkeln Kern 69, der 63 im wesentlichen gleicht.

Das Ganglion *b* ist ein vollständiges vierzelliges, wie die des IV. Segments, gebildet aus zwei großen Ganglienzellen 70, 71 und zwei kleinen gestreckt ovalen Kernen 72 und 73.

Das dritte Ganglion enthält nur zwei Zellen, die großen Ganglienzellen entsprechen, wenn sie auch ein wenig kleiner sind als die, die wir bisher trafen. Diese Zellen sind die 74. und 75. Ganglion *b* und *c* bedingen dementsprechend eine deutliche Vortreibung des Rückenstranges.

Gruppe VII enthält zwei Ganglioide VII*a* mit vier Zellen 76, 77, 78, 79, zeigt bis auf den dunkeln runden Kern 79 Kernformen, die durchaus denen der meisten übrigen kleinen Kerne entsprechen.

Ganglion VII*b* besteht aus zwei großen Zellen 80, 81, genau wie 6 *c*. Hier im Schwanzende, wo die dünner werdende Muskulatur eine größere Durchsichtigkeit erlaubt, glaubte ich um jeden »Kern«! einen hellen, scharf begrenzten Hof zu finden, der also den eigentlichen chromatinlosen Kern darstellt, während das dunkel gefärbte, runde Körperchen, das wir bisher stets als Kern erwähnt hatten, nur dessen chromatischer Nucleolus ist.

In Gruppe VIII zeigt von den drei Ganglien *a* zwei Kerne, 82, 83, des bekannten länglichen Habitus.

b weist zwei kleine runde Kerne auf, 84, 85.

Nur *c* ist ein vollständiges Ganglion mit zwei, 87, 88, großen Zellen und zwei kleinen, von denen 89 allerdings weiter caudal verschoben ist, während 87 dicht bei den großen Zellen steht. Beide kleine Kerne gehören ebenfalls dem länglichen Typus an.

Gruppe IX besteht nur aus zwei Kernen des kleinen länglichen Typus, die zusammen ein Ganglion bilden, Kern 90 und 91.

Gruppe X endlich zeigt Kern 92, einen Kern, von dem es fraglich scheint, ob er noch zum Rückenstrang gehört, da er eine größere Breitendimension aufweist, als alle vorhergehenden Kerne des letzteren.

Es würde nun noch erübrigen, die Bedeutung der einzelnen Zellen und die vom Caudalnerven abgehenden Nervenzweige zu besprechen, dazu ist aber die Kenntnis einiger Variationen wünschenswert, sowie die Kenntnis der Abschnitte des Schwanzmuskels. Da nun die individuelle Variationsbreite auch für die Chordakerne zu prüfen ist, diese aber am einfachsten mit der der Nervenkerne zusammen besprochen wird, und wir mit der Muskulatur so wie so ein andres Organsystem hier in den Zug der Besprechung einschieben müssen, so wollen wir nach letzterer auch gleich über die Chorda das Nötige sagen.

Jederseits des Schwanzes finden wir im lebenden Tier einen einheitlichen Muskel. Nach dem Tode, besonders durch Einwirkung der meisten Reagenzien, zeigen sich in demselben Rißlinien. Diese haben alle Autoren gesehen, aber über ihre Bedeutung herrscht lebhafter Streit. Betrachten wir nun zunächst das Tatsächliche. In meinen Präparaten fand ich neun solcher Rißlinien. Sie sind durch zwei Erscheinungen gekennzeichnet, einmal setzt sich hier häufig eine hellere Färbung des einen (meist hinteren) Abschnittes scharf gegen eine dunklere des andern ab (vgl. Seeliger Fig. 39), zweitens findet sich an diesen Stellen eine Unterbrechung der Muskelfasern, meist jedoch nur eine Verdünnung derselben und Verlängerung, so daß die Stelle nur heller erscheint, vgl. Seeliger, Fig. 41 und 42. Manchmal fehlt auch diese im Präparat. Und wenn auch die Grenze in der Tinktion fehlt, ist von der ganzen Linie oft nichts zu sehen. In der Tat finden wir nicht immer neun solcher Risse, oft fehlt dieser oder jener, in manchen Präparaten sind sie alle vorhanden und so viele von ihnen auftreten, liegen an ihrem bestimmten Ort. Der erste verläuft über das Hinterende von Ganglion I*c*, der zweite ungefähr über Ganglion II*c*, der dritte über IV*a*, der vierte nicht weit hinter II*c*, der fünfte etwa über V*c*, der sechste zwischen VI*c* und VII*a*, der siebente dicht hinter VII*b*, der achte etwa über VIII*c* und der neunte hinter dem Chordaende vor Kern 92. Letzterer tritt sehr selten auf. Ich habe ihn nur in zwei Fällen bemerkt, aber hinter ihm findet sich stets ein einziger fadenförmiger, unverzweigter Muskelkern, der mit dem des vorhergehenden Abschnittes in keinem Zusammenhang steht. An demselben ist der letzte Abschnitt des Schwanzmuskels leicht zu kennen. Seeliger stellt diesen Kern in Fig. 49 zugleich mit den Endausstrahlungen des Muskels, die ich jedoch nicht so scharf begrenzt fand, sehr gut von *Oikopleura dioica* dar. Der neunte Riß ist von Damas nicht, von Seeliger nur bei *Oikopleura velifera* beobachtet, wo er, weil noch über die Chorda verlaufend, häufiger vorkommen dürfte, d. h. ich meine bei der von Seeliger hier abgebildeten Art. Derselbe führt *Oikopleura spissa* und *velifera* nebeneinander auf, die nach Lohmann beide synonym mit *longicauda* sind. Es ist daher bei ihm nicht zu wissen, welche der

Lohmannschen Species er vor sich hatte. Bei meiner *Longicauda* sah ich den neunten Muskelriß, wie gesagt, hinter der Chorda verlaufen.

Die zwei sekundären Bruchlinien habe ich im VIII. Segment nicht beobachten können, sonst stimme ich betreffs Zahl und Stellung mit Seeliger und Damas völlig überein.

Wie diese fand ich die Muskelrisse beider Seiten, wenn auch nie weit auseinander, stets etwas asymmetrisch, doch sind die Abweichungen nicht so groß, daß ich bedauerte, keine Zeichnung davon gegeben zu haben. Die ringförmigen Unterbrechungen der Muskulatur, die ich stets vollständig fand, sind, wie bereits Seeliger dargetan, schon in der äußeren Erscheinung anders als die Bruchlinien, und ich konnte eine Konstanz an ihnen nicht wahrnehmen. Bruchlinien an andrer als der normalen Stelle habe ich nie bemerkt.

Kunstprodukte sind diese Linien sicher. Da sie aber an bestimmter Stelle stets entstehen, so muß das in der Natur des Tieres seinen Ursprung haben. Kunstprodukte sind auch die schwarzen Silberlinien auf Mesenterien usw. Da scheint mir nun die Deutung Seeligers bei weitem die einfachste, daß es sich um eine Reihe von zehn Stücken im Plasma des Muskels handelt, die einzellig oder je durch Verschmelzung mehrerer Zellen entstanden sein mögen (darüber weiter unten). Dies Plasma schrumpft bei der Fixierung, und da die Chorda ein Gemeinsam-sich-Zusammenziehen verhindert, werden die Myofibrillen an den Grenzen dünn und gedehnt oder reißen. Das ist die Erscheinung. Wo, wie bei *Oikopleura longicauda* und *dioica*, die letzte Grenze hinter der Chorda liegt, tritt dann natürlich die Rißlinie nur sehr selten auf, da hier die der Kontraktion entgegenwirkende Dehnung fehlt. Die präsumierte plasmatische Abteilung mit ihren Grenzen hat Seeliger bereits nachgewiesen und abgebildet, Fig. 44.

Die Erklärung Lefebres, daß die Nerven schuld sein sollten, verstehe ich nicht. Warum tritt dann der neunte Riß fast nie auf? Vielleicht hat das zehnte Segment keinen Nerven, aber warum hat dann das neunte einen?

Die Frage, ob wir hier einen Muskel aus zehn Zellen vor uns haben, läßt sich nur entwicklungsgeschichtlich entscheiden. Darin liegt der springende Punkt betreffend die Deutung als Segmente. Sind die ersten mehrzellig, so lassen sie diese Deutung zu, und daran hindern dann die letzten einzelligen auch nichts. Daß solche Segmente allerdings mit den Myomeren des *Amphioxus* keine Ähnlichkeit haben, ist wohl klar.

Die Chorda besteht im typischen Fall aus 96 Zellen, die in vier

Reihen zu je 24 angeordnet sind. Diese Zellenzahl erschließe ich aus der Zahl der Kerne. Daß der Chordascheide von Strecke zu Strecke Körperchen flach angelagert sind, ist längst bekannt. Diese Körperchen sind meist als Zellen gedeutet und ein kleines in ihnen sich findendes Körnchen als Kern. Ich schließe mich jedoch an Seeliger an und fasse das Ganze als Kern auf, färbt es sich doch eben stets mit dem Kernfarbstoff und nicht mit der Plasmafarbe. Auch in der Größe stimmt es viel besser zu den übrigen Gewebsverhältnissen des Ruderschwanzes, wenn man es als Kern auffaßt und die ganze Chorda demnach als eine syncytiale Bildung, wie wir sie auch bei der Ascidienlarve entstehen sehen.

Die Chordakerne sind somit flächenhaft ausgebreitet, bei *Oikopleura longicauda* meist tangential zum Chordadurchschnitt gestreckt und in der Mitte in der Längsrichtung der Chorda leicht eingezogen. Sie zeigen unregelmäßige Konturen, zum Teil mit Ansatz zur Netzbildung, befinden sich also gewissermaßen, ebenso wie die Epithelkerne der Schwanzepidermis, in einer Vorstufe des bei den Muskelkernen höchst entwickelten histologischen Charakters.

Wenn nun auch, wie wir sehen werden, Differenzen der Chordazellzahl nicht selten sind, so ist damit hier die Konstanz der Zellen noch keineswegs unterbrochen. Denn auf der größeren Strecke des Schwanzes finden wir eine nur in geringen Grenzen schwankende typische Anordnung der Chordazellen zueinander und zu den Nerven und Muskelzellen. Ich will hier nur rasch als Beispiel Segment 1 und 2 und das letzte Ende des Schwanzes besprechen, da wir bei der Variabilität doch auf diese Dinge zurückkommen müssen.

Ich bezeichne die Glieder der links und rechts verlaufenden Kernreihen als x und a, in der dorsalen als b, in der ventralen als c. Die Kerne der linken und rechten Reihe stehen sich meist ungefähr gegenüber, und bei der geringen Querausdehnung der Chorda hat man daher meist gleichzeitig beide einander zugeordnete Zellen als ein dicht benachbartes Paar vor sich. Die Vorderzelle der Chorda, die auch schon von früheren Autoren beschrieben wurde, und die in der Verlängerung der Lateralreihen liegt, bezeichne ich als a_1, nicht weit hinter ihr liegt x_1. Es folgt nach einer größeren kernlosen Strecke a_2 und x_2 noch vor dem Ganglion I b. Erst kurz vor diesem beginnen die unpaaren Reihen, zuerst ventral mit c_1, dann auch dorsal mit b_1, und zwar dicht neben dem genannten Ganglion. Die nächsten paarigen und der ventrale Kern liegen bereits im Bereich des Vorderendes vom großen Schwanzganglion, b_2 liegt dagegen stets dessen hinterem Teil an. Gleich vorn im zweiten Segment finden wir auch dann schon c_3, dicht dahinter a_4 und x_4 und neben Ganglion II*a* stets b_3. Dann folgt dem genannten Ganglion noch fast gegenüber c_4, etwas weiter hinten, dann folgt a_5 und x_5 und neben Ganglion II*b* b_4, fast dem am Hinterende des Muskelabschnittes gelegenen c_5 gegenüber. Diese Gegenüberstellung von b_4 und c_{4+1} bleibt bis ins siebente Segment, worauf sie im achten Segment rasch dem umgekehrten Verhalten Platz macht. Hier im achten Segment liegt dann das Ende der *a*- und *x*-Reihe, deren letztes Paar sich dicht hinter dem Ganglion VIII*b* findet. Von da ab ist die Chorda zweireihig. Die letzten acht Zellen folgen hier stets typisch b_{21}, c_{21}, b_{22} neben Ganglion VIII *c*, c_{22}, b_{23}, c_{23}, b_{24} dicht vor oder neben Ganglion IX, und in der äußersten Schwanzspitze c_{24}. Letzterer Kern könnte natürlich auch als b_{23} gerechnet werden, doch ist das ja gleichgültig. Seine Lage in der hinteren Kuppe ist eine typische.

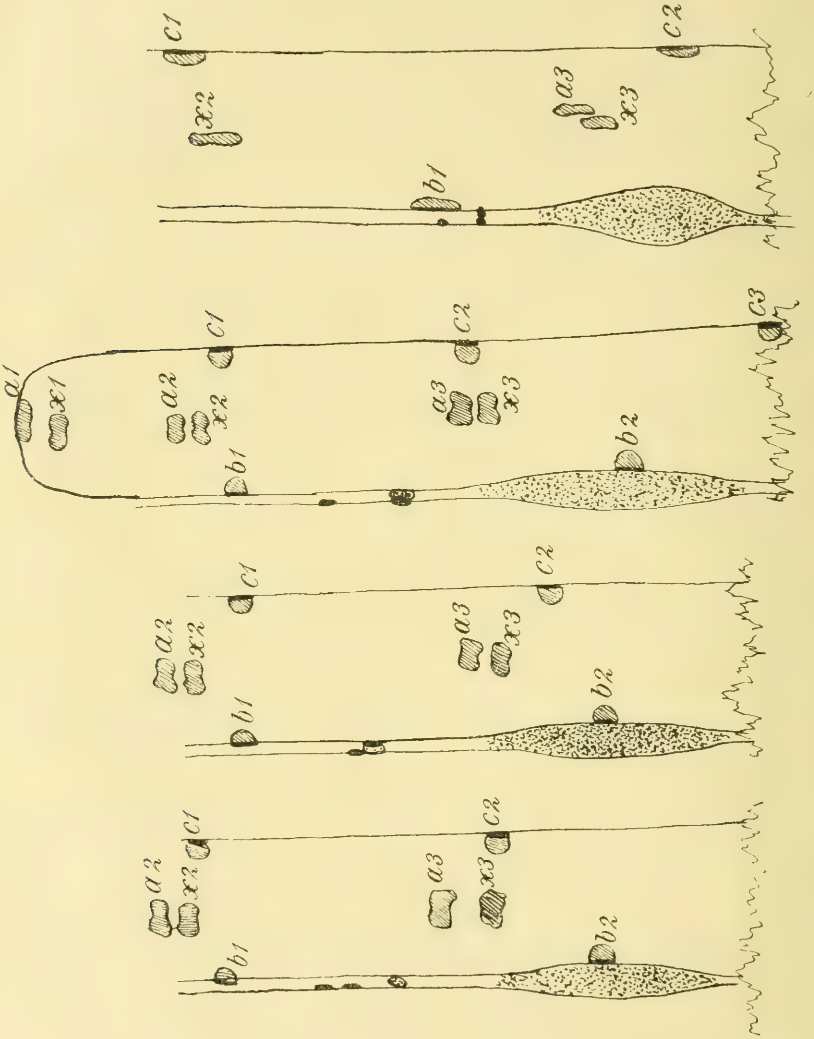
Die individuelle Variabilität wollen wir an der Reihe der Textfig. *b*—*k* durchnehmen, die die Zellen der Chorda und des Rückenstranges von fünf verschiedenen *Oikopleura*-Exemplaren darstellen, die ich als die leichtest zu zeichnenden unter den etwa zwei Dutzend studierten Totalpräparaten ausgewählt habe.

Im ersten Segment (Textfig. *b*) ist in 4 der Rumpf über das Segment gelegt gewesen, so daß es unkenntlich war. Das oberste Ende war bei 1 und 2 ebenfalls verdeckt. Im wesentlichen kennt man leicht die Übereinstimmung. Während in 1 und 3 das Ganglion *b* separierter ist als in Fig. 131/4, ist es in Textfig. *b* eng zusammengedrängt. In Fig. 14 sehen wir zwei breite und einen schmalen Kern, dagegen zeigen diese Fig. 1—3 zwei schmale und einen breiten, 5 dagegen drei sehr kleine kugelige. Überhaupt ersetzten bei 5 diese durchgehends die kleinen gestreckten Kerne.

Die Chordazellen zeigen nur insofern etwas Abweichung als in 2 die *c*-Zellen etwas nach hinten verschoben sind. Dies ist in 5 noch erheblicher und trifft auch die übrigen Chordazellreihen.

Segment II zeigt dieselbe Konstanz. Die geringen Abweichungen in der relativen Stellung der Chordazellen sind aus den Figuren ja leicht zu ersehen. Daß z. B. b_2 in 1 und 4 vor, in 2 und 3 hinter Ganglion II*a* liegt usw. In Nr. 5 gleicht sich die Differenz gegen die übrigen bis zum Hinterende dieses Segments völlig aus.

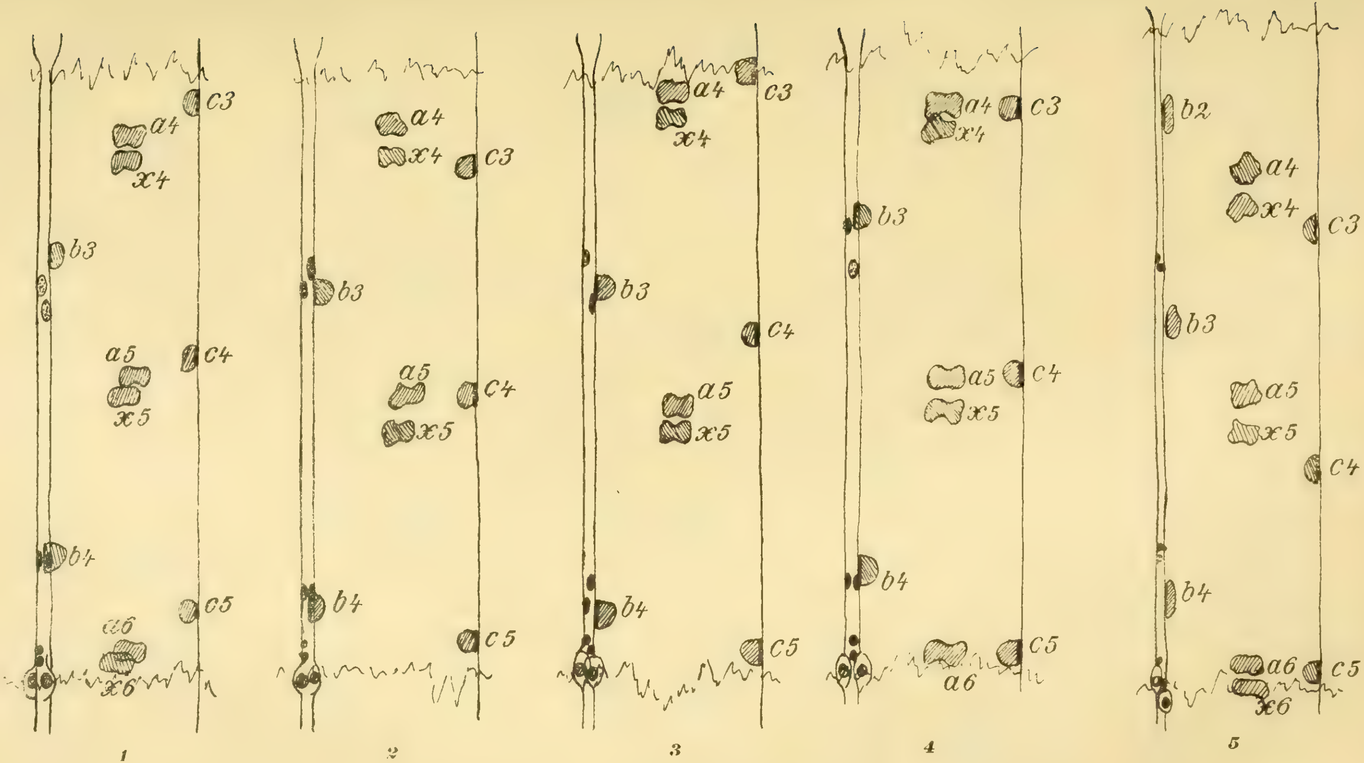
Was das Ganglion selbst betrifft, so besteht es in 14*a*, 3 und 4 aus einer breiten und einer langen kleinen Zelle, in 1 und 2 aus zwei mittelbreiten, in 5 aus zwei ganz kleinen runden. Dasselbe gilt von den Kernen *II b*. Während die letzteren in 14, 1, 2 und 4 klein gestreckt und dunkel sind, sind sie in 3 klein, breit und hell. *II c* stimmt nach der Zellbeschaffenheit in allen Figuren völlig überein. Die Anordnung weicht dagegen etwas ab. Als typisch dürfen wir Fig. 3, auch 2 und 4, 5 ansehen, in denen der kleine Kern deutlich vor dem großen derselben Seite steht. Dies deutet noch Präparat 1 an, während es in 14 : *II c* völlig verwischt ist. Eine starke Verschiebung beider Seiten gegeneinander zeigt 5.


1
a2
x2
c1
b1
a3
x3
c2
b2
2
a2
x2
c1
b1
a3
x3
c2
b2
3
a1
x1
a2
x2
c1
b1
a3
x3
c2
b2
c3
5
c1
x2
b1
a3
x3
c2

Textfig. b.

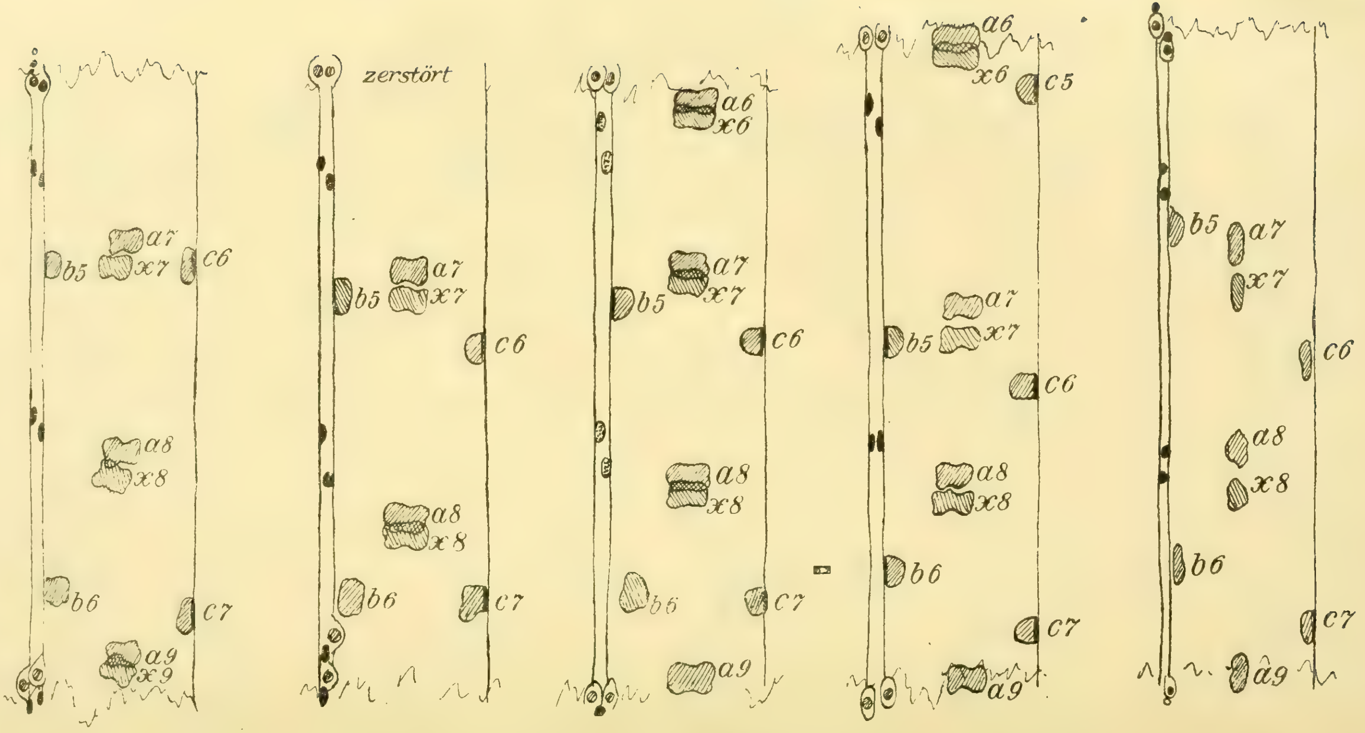
Von vier Individuen die Chorda- und Nervenkerne des ersten Schwanzabschnittes.

Eine außerordentlich große Übereinstimmung aller Figuren zeigt


c3
a4
x4
b3
a5
c4
x5
b4
c5
a6
x6
1
a4
x4
c3
b3
a5
c4
x5
b4
c5
2
a4
c3
x4
b3
c4
a5
x5
b4
c5
3
a4
c3
x'4
b3
a5
c4
x5
b4
c5
a6
4
b2
a4
x4
c3
b3
a5
x5
c4
b4
a6
c5
x6
5

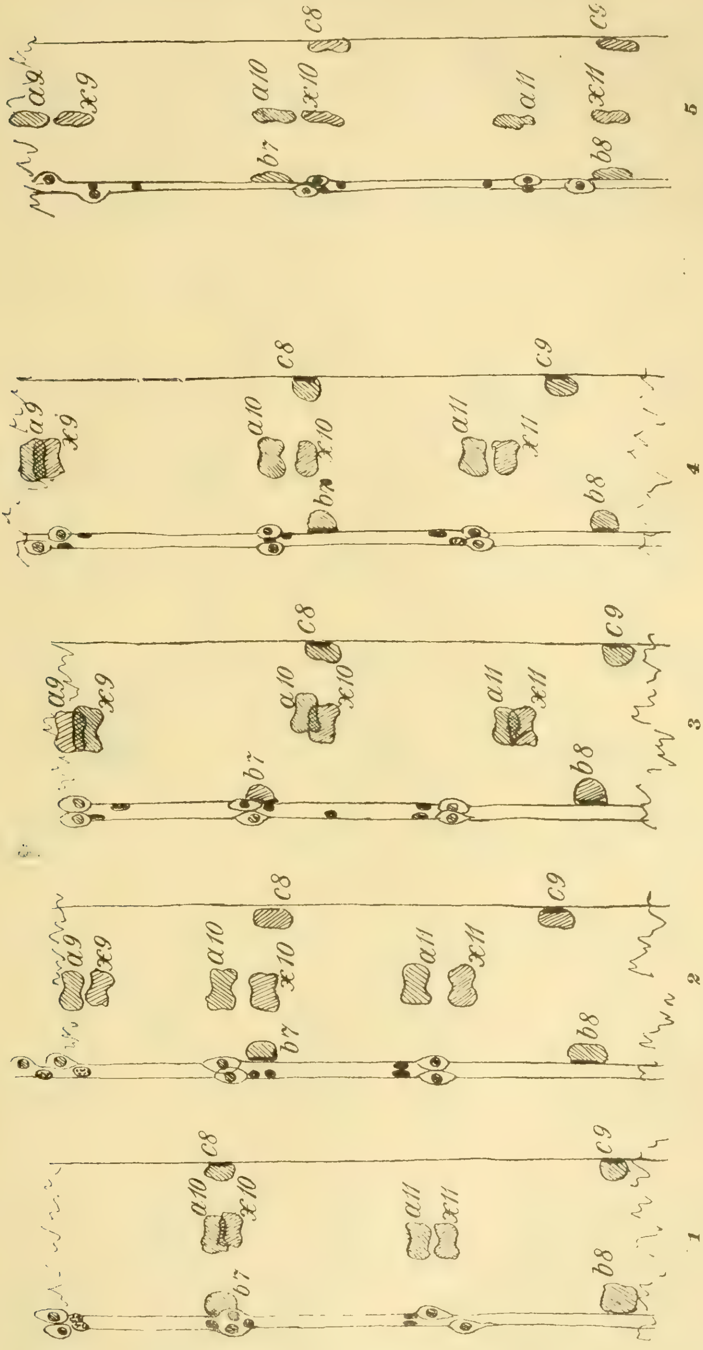
Textfig. *c*.

Von fünf Individuen die Chorda- und Nervenkerne des zweiten Schwanzabschnittes.


zerstört
a6
x6
c5
a7
x7
b5
c6
a8
x8
b6
c7
a9
x9
1
2
3
4
5

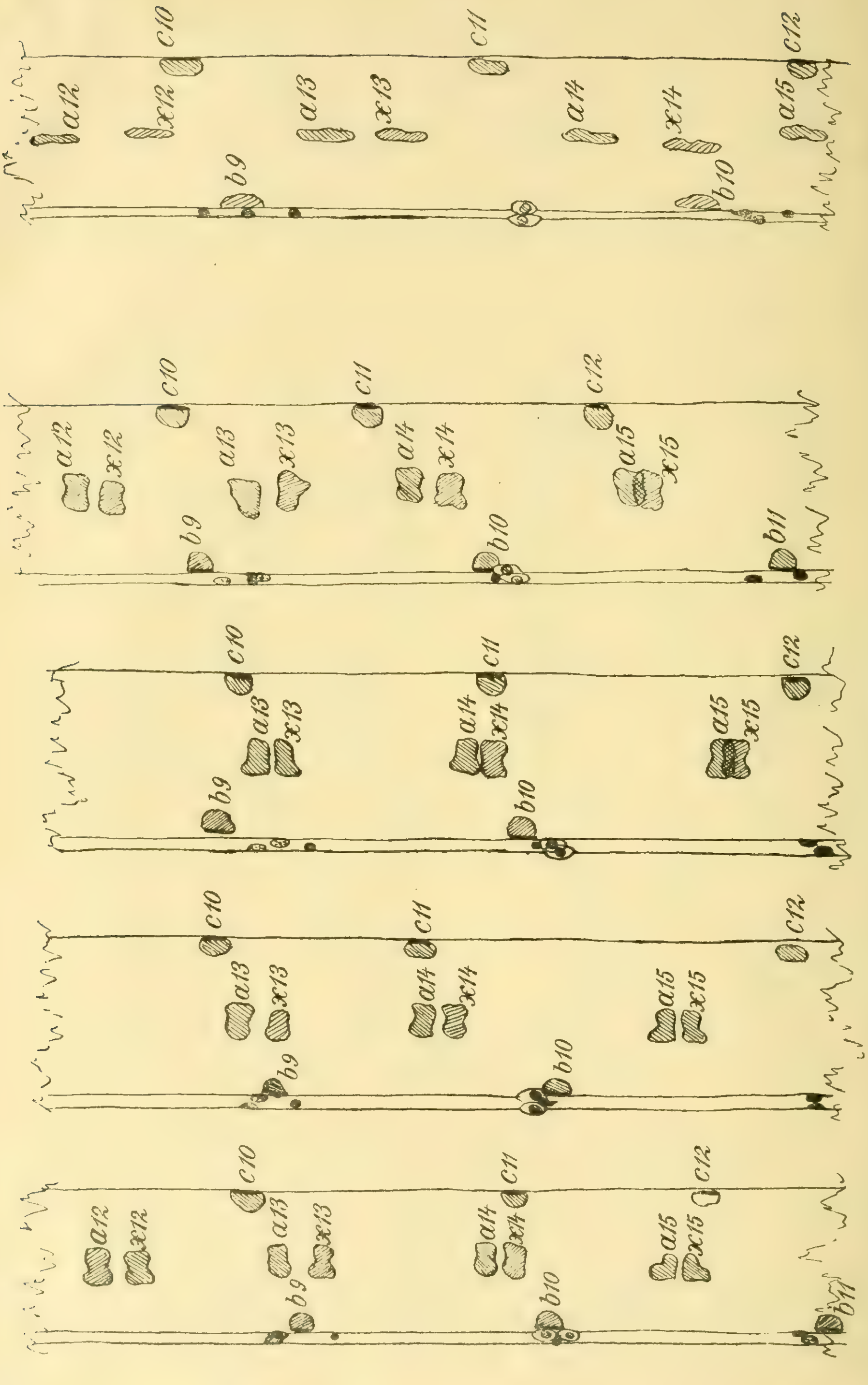
Textfig. *d.*

Von fünf Exemplaren die Chorda- und Nervenkerne des dritten Schwanzabschnittes.


1
b7
a10
x10
c8
a11
x11
b8
c9
2
a9
x9
b7
a10
x10
c8
a11
x11
b8
c9
3
a9
x9
b7
a10
x10
c8
a11
x11
b8
c9
4
a9
x9
b7
a10
x10
c8
a11
x11
b8
c9
5
a9
x9
b7
a10
x10
c8
a11
x11
b8
c9

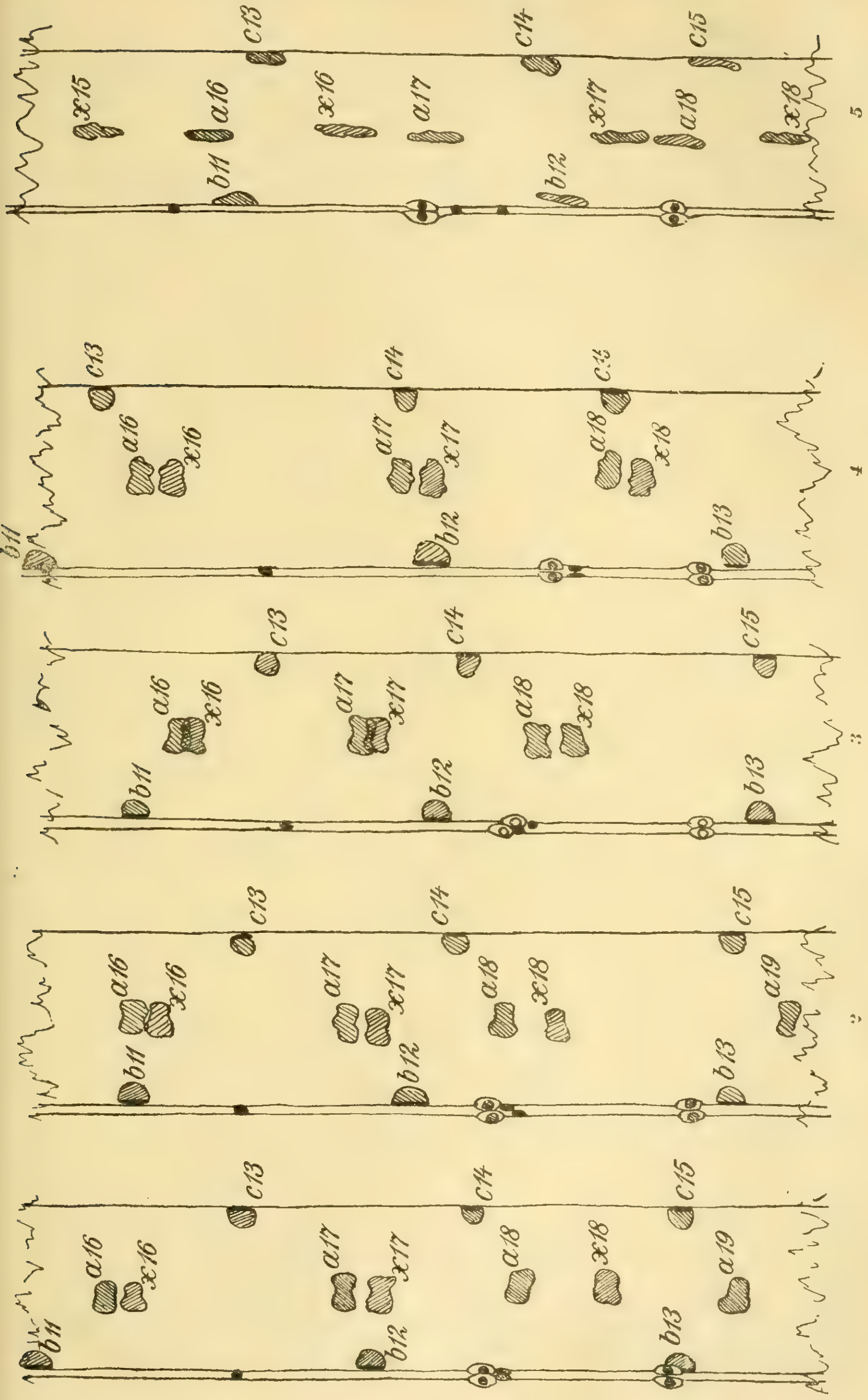
Textfig. e.

Von fünf Exemplaren die Chorda- und Nervenkerne des vierten Schwanzabschnittes.


1
a12
x12
c10
b9
a13
x13
c11
a14
x14
b10
c12
a15
x15
b11
2
c10
a13
x13
b9
c11
a14
x14
b10
a15
x15
c12
3
c10
a13
x13
b9
c11
a14
x14
b10
a15
x15
c12
4
c10
a12
x12
b9
a13
x13
c11
a14
x14
b10
c12
a15
x15
b11
5
c10
a12
x12
b9
a13
x13
c11
a14
x14
b10
a15
c12

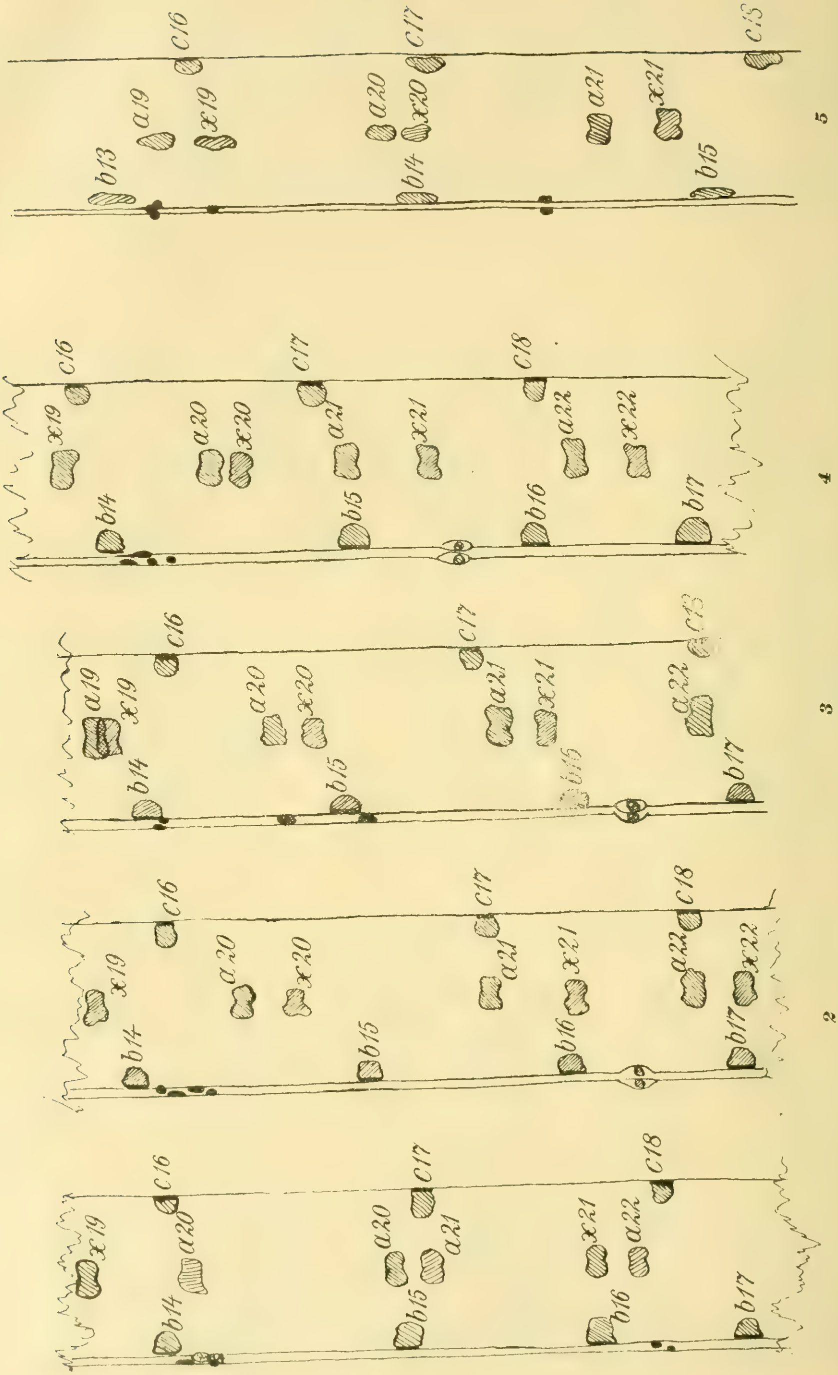
Textfig. 1

Von fünf Exemplaren die Chorda- und Nervenkerne des fünften Schwanzabschnittes.


b11
a16
x16
c13
a17
x17
b12
c14
a18
x18
c15
b13
a19
x15
2
3
4
5

Textfig. 9.

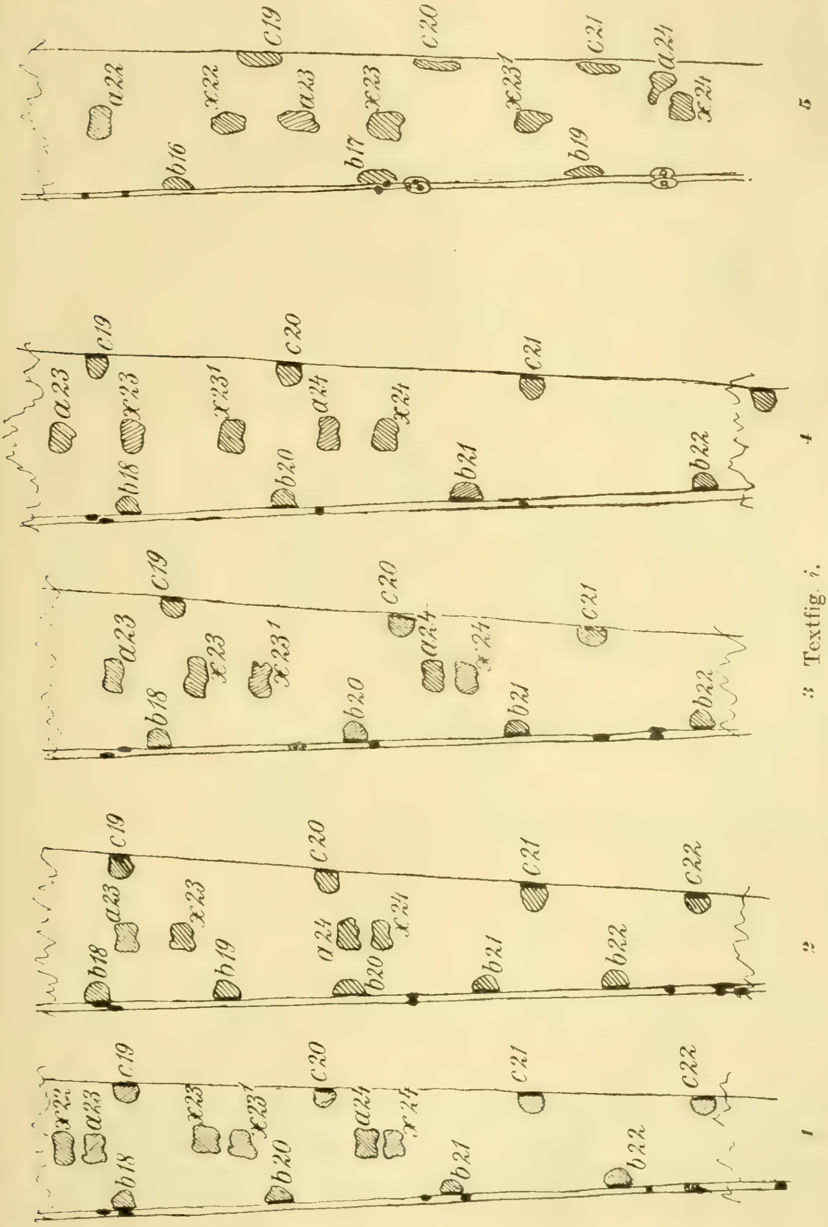
Von fünf Exemplaren die Chorda- und Nervenkerne des sechsten Schwanzabschnittes.


c16
c17
c18
a19
ϰ19
a20
ϰ20
a21
ϰ21
a22
ϰ22
b13
b14
b15
b16
b17
2
3
4
5

Textfig. *h*.

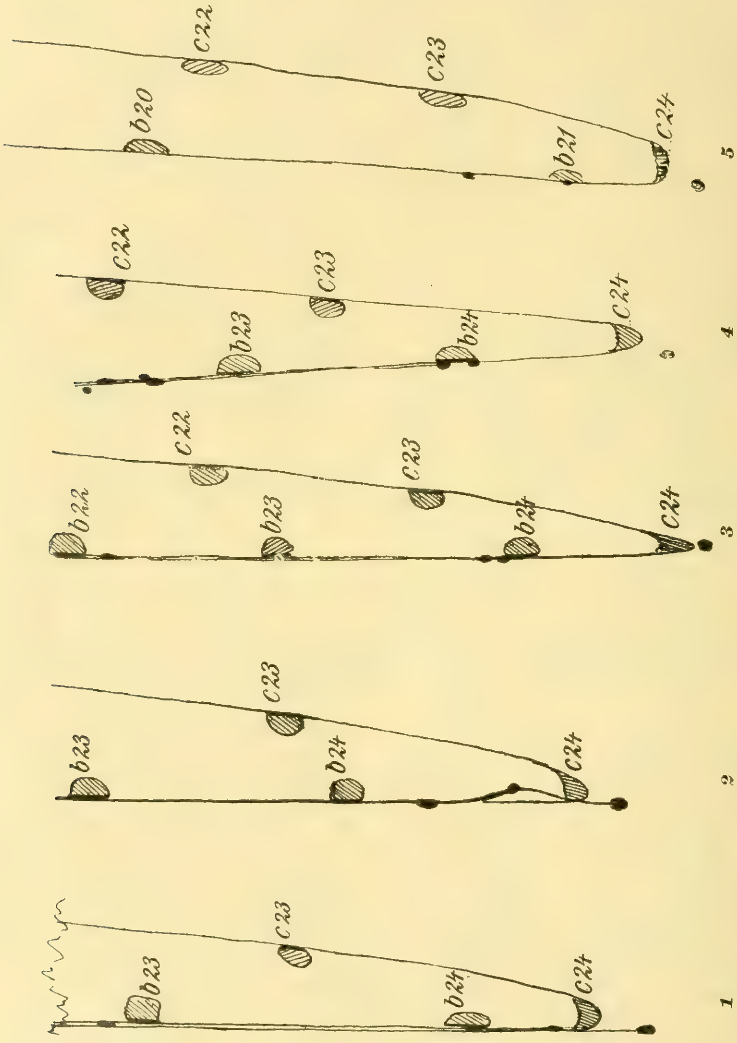
Von fünf Exemplaren die Chorda- und Nervenkerne des siebenten Schwanzabschnittes.

Segment III. Die innerhalb einer Nervenzellgruppe vorkommenden Verschiedenheiten der Stellung zeigen deutlich *a* in 1 gegen 3 und *b* in 2 und 3 gegen 4, 5 zeigt auch hier in beiden Fällen die für dies Individuum typische starke Dissoziation der Ganglien und die Klein-


1
2
3
4
5
c19
c20
c21
c22
a22
a23
a24
x22
x23
x23¹
x24
b16
b17
b18
b19
b20
b21
b22

Textfig. 7.
Von fünf Individuen die Chorda- und Nervenkerne des achten Schwanzabschnittes.

heit und Rundheit der kleinen Kerne. Den Chordazellen ist eine Abweichung nicht nachzusagen. In Segment IV ist die Stellung der Chordakerne in den Fig. 14 und 1—4 sehr konstant, eine geringe Differenz zeigen die mehr nach vorn geschobenen *c*-Zellen in 2 und 4. Dagegen sind in 5 sowohl die *c*- als die *b*-Zellen nach vorn gerückt. Die Ganglien dieser Reihe zeigen vom typischen Verhalten mehrfache Abweichungen. Sie sollen leidlich symmetrisch gestellte Zellen haben, davon weicht 1*c*, 2 *a*, 3 *b*, 4 *c* und 5 *a* und *c* ab. Die kleinen Zellen


c22
c23
b20
b21
c24
5
c22
c23
b23
b24
c24
4
b22
c22
c23
b23
b24
c24
3
b23
c23
b24
c24
2
c23
b23
b24
c24
1

Textfig. *k*.

Von fünf Exemplaren die Chorda- und Nervenkerne des neunten und zehnten Schwanzabschnittes.

sollen in *a* hinter den zugehörigen großen stehen, wie überall verwirklicht, in *b* ebenfalls (Abweichung in 14 und 2) und in *c* endlich vordenselben (ebenfalls keine Abweichung). Durchgehends starke Dissoziation zeigt 5, dieselbe kann so weit gehen, daß eine der kleinen Zellen von *IV b*, die ja schon in Fig. 3 recht weit abgerückt ist, ganz zu *V c* hinübertritt. Dergleichen Abweichungen finden sich bereits bei Seeliger ausführlich besprochen. Ein Fehlen einer der zwölf Zellen dieses Segmentes, wie es Seeliger als vorkommend angibt, habe ich nie gefunden.

Segment 5 zeigt in den Chordazellen noch große Übereinstimmung, wenn auch die Ventralreihe in 4 etwas nach vorn rückt. In 5 dagegen tritt eine deutliche Verschiebung der *a*, *x* und *b*-Kerne nach hinten hervor und nimmt in dem Maße in den nächsten Segmenten zu, daß man diese Kerne nur nach ihrer Nummer, nicht aber mehr ihrer Stellung zueinander und zu den Ganglienzellen nach vergleichen kann, während dies für die *c*-Reihe bis zu Ende möglich bleibt. Von den Ganglien zeigt *a* deutlich seine Fig. 14 entsprechende Zusammensetzung in Fig. 1—4, in 5 natürlich tritt die Besonderheit von Kern 63 nicht hervor, da hier allgemein die langen, kleinen Kerne, also auch 61 und, 62 den runden Charakter angenommen haben, der sonst nur 63 auszeichnet. Die normale relative Stellung zeigen 1—3, 4 eine Abweichung, 5 wieder die stärkste Dissoziation. Auch Ganglion V *b* zeigt überall Übereinstimmung, nur in 5 ist der unpaare kleine Kern ganz zu Ganglion V *c* hinübergetreten, das hier also dreikernig, sonst nur zweikernig ist.

Im Segment VI ist die Abweichung der Chordazellen noch gering, nur das Vornstehen der *c*-Zellen in 4 fällt auf. In 5 ist allein die *c*-Reihe den übrigen Figuren entsprechend gestellt.

Von den Ganglien ist in den hier gegebenen Fällen das erste überall einzellig. Ich fand jedoch zwei Fälle, in denen es zweizellig war, ohne daß einem der benachbarten Ganglien eine Zelle gefehlt hätte. Es ist das sehr bemerkenswert, da ich sonst derartige Abweichungen nicht entdeckt habe.

Das vierzellige Ganglion 2 zeigt überall den gleichen Habitus und Zusammensetzung, und nur in 5 die gewohnte Auflösung. Ganglion *c* stimmt in allen Figuren genau überein.

Sehr viel geringer sind die Übereinstimmungen in Segment VII, wenigstens bezüglich der Chordazellen. Die *c*-Reihe erhält sich fast ungetrübt, aber die übrigen differieren. Am übereinstimmendsten laufen 2 und 3, die als Regel gelten mögen. In ihnen bleibt die Gegenüberstellung der gleichzifferigen a- und x-Zellen erhalten. Dies hat sich in 1 geändert dadurch, daß a_{20} an x_{19} herantrat. So stehen die zugeordneten Zellen der Lateralreihen weit voneinander und, würde durch gegenseitiges Entgegenkommen dies ausgeglichen, so wäre das Verhältnis wie in 2 und 3 vorhanden. In 14 rücken die a- und x-Zellen weiter nach hinten, in 4 trifft dies auch die b-Zellen. Hier ist das Segment anscheinend etwas länger als normal, die Strecke zwischen den Ganglien VII und VIII verlängert, wodurch der Unterschied in der Chordazellstellung erheblicher aussieht als er ist.

Wir wollen hier gleich das nächste Segment hinzunehmen. In ihm tritt die Höhe der Veränderung und der Ausgleich ein. Die c-Reihe bleibt konstant durch alle Fälle, und mit c_{21} tritt wieder völlige Konstanz ein. Präparat 3 weicht von 2 jetzt darin ab, daß sonst zwar alle Zellen gleichgestellt sind, in 2 aber an seiner Stelle b_{12} fehlt und dafür in der Lateralreihe eine überzählige Zelle steht, die in 3 fehlt und b_{19} repräsentieren dürfte. Ebenso zählt in 1 und 4 die Lateralreihe eine Zelle zuviel, die b-Reihe eine zuwenig. Dies scheint sogar das gewöhnlichere Verhalten zu sein. Würde man a_{23a} als b_{19} in 3 in die Lateralreihe stellen, so würde man eine Übereinstimmung aller Elemente haben, die sogar recht genau ausfiele, da sich auch die noch bei a_{23} auftretende Trennung der zusammengehörigen Lateralzellpaare in diesem Segment ausgleicht. Durch die Einschiebung von b_{19} in Bauchreihe in 2 ist die relative Stellung der Ganglien- und Chordazellen natürlich wesentlich geändert. Fig. 14 zeigt sowohl b_{19} als a_{23a}, dergleichen Abweichungen sind mir in diesem Segment häufiger begegnet, wohl in 10% der Fälle, aber auch nur in diesem Segment. In guten Präparaten liegt mir jedoch nicht eine so große Menge vor, daß eine statistische Bearbeitung möglich wäre. Dieselbe würde bei einer leichter übersichtlichen Form bessere Aussicht haben.

Die Ganglien des VII. Segments zeigen der Zusammensetzung nach völlige Übereinstimmung in allen Figuren, nur daß in 5 natürlich der Unterschied zwischen langen und runden Kernen wegfällt. Das erste Ganglion, meist ein enger Haufen bei b_{14}, ist in 3 so weit aufgelöst, daß die letzte Zelle bei b_{15} steht. Auch 5 zeigt starke Dissoziation. VII b zeigt dagegen in allen Fällen völlige Übereinstimmung.

Im VIII. Segment ist das erste Ganglion, überall nahe b_{18}, wieder nur in 5 rundkernig und dissoziiert. VIII b ist überall deutlich aus zwei großen Ganglienzellen gebildet, in 5 jedoch treten noch zwei kleine runde Kerne hinzu. Sie entsprechen den langen Kernen 86 und 89, die hier in VIII c fehlen, dem sie in 14 und 1—4 zugeteilt sind. In diesen ist das Ganglion überall gleich zusammengesetzt, aber sehr verschieden verteilt, teilweise bereits dem neunten Segment angehörend.

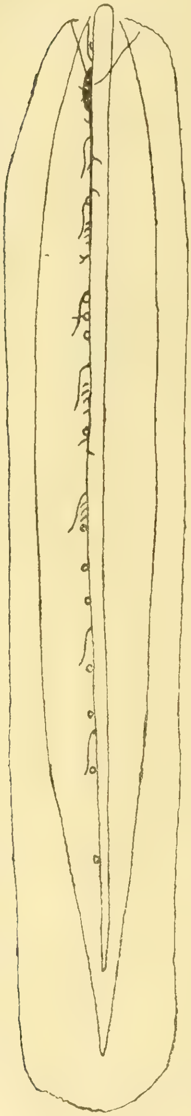
Letzteres zeigt stets typische Anordnung der Chordakerne und zwei Kerne im Rückenstrang neben dem Hinterende derselben. Hinter dem letzten Chordakerne findet sich der letzte Ganglienkern ebenfalls in allen Fällen.

Hiermit ist die Tatsachenvorführung erledigt. Sie lehrt, daß im Nervensystem bis auf das Vorkommen einer Zelle 69 *a* als Varietät völlige Konstanz der Elemente besteht, deren Verteilung entlang dem Nervenstrang geringen Schwankungen unterworfen ist. Die lokalen Schwankungen in der Verteilung der Chordazellen dagegen sind etwas erheblicher, besonders, wenn die Zelle b_{19} in die Ventrallinie tritt, werden dadurch zu Anfang des achten Segments beträchtliche Verschiedenheiten bedingt. Nur in Fig. 5 zeigte sich die Chordazellverteilung nur im Vorderende streckenweise völlig gleich der von *Oikopleura longicauda*, ließ dagegen im Hinterende eine Vergleichung nicht mehr zu. Dagegen stimmt das Nervensystem des Schwanzes dieser *Oikopleura* völlig mit dem von *longicauda*, was sehr interessant ist. Nur das vicariierende Eintreten von langen, dunklen, schmalen, kleinen Kernen für sonst breitere und hellere, das wir im Vorderende fanden, verdient seine Erklärung.

Damit kommen wir auf die Frage nach der Bedeutung der beschriebenen Ganglien.

Wenn der helle Kern bald breit und hell, bald schmal und dunkel erscheint, so wird man das aus der Lage erklären, in der er sich präsentiert. Es wird ein flacher Kern sein, das ist aber etwas Eigenartiges für einen Ganglienkern und ließ mich in diesen Gebilden die Kerne der Nervenscheide vermuten, die ja doch auch ihre Bildungszellen haben muß. Ein Vergleich mit *Stegosoma pellucidum* (Chun determ.), das genau dieselben Zellen besitzt, und *Oikopleura cophocerca* zeigten nun hier tatsächlich ganz flache, der Nervenscheide angepreßte Elemente, wie die in der Chorda. Besonders der Kern 37 in Fig. 18 *b* zeigt eine deutliche Übereinstimmung mit den Chordakernen der Ventral- und Dorsalreihe, die wir ja auch gewissermaßen in der hohen Kante sehen (vgl. z. B. b_{17} in Fig. 11 VII *b*). In dem größeren Hohlcylinder kann dies natürlich in weit höherem Maße stattfinden als in dem engeren der kleinen Formen. Leider war mein Material dieser schönen großen Formen nicht so reichlich, noch so wohl erhalten, um daraufhin eine Sichtung der verschiedenen Zellen auszuführen. Immerhin ergab das Studium des IV. Segments hier dies interessante Resultat Fig. 19.

Von den drei bei *Oikopleura longicauda* fast gleich erscheinenden vierzelligen Ganglien ist nur das mittlere aus vier Ganglienzellen aufgebaut, das vordere und hintere enthalten je zwei Schwannsche oder Gliakerne, wie man sie nennen will. Diese haben sich jedoch von den Ganglienzellen getrennt, und zwar in der Norm, was bei *Oikopleura longicauda* nicht normal ist, nehmen aber, abgesehen von der Länge der Entfernung zu den Zellen, dieselbe Stellung ein, wie sie für *Oikopleura longicauda* gesetzmäßig ist. Man sieht also, daß diese großen Arten wohl geeignet sind, interessante Aufschlüsse zu geben.



Textfig. *l.*
Die rechtsseitigen motorischen aller und die rechtsseitigen sensiblen Nerven der sechs ersten Schwanzabschnitte.

Was nun die Nerven des Schwanzes betrifft, muß ich Damas völlig recht geben, wenn er sagt, daß dieselben nur am lebenden oder frisch mit Formol konservierten Tier gut zu sehen sind. Da es außer mit speziellen Methoden, die bei mir versagt haben, nicht gelingt, die Nerven zu färben, ohne auch die Muskelfasern, so sind sie im Totalpräparat durch letztere stets verdeckt. An Schnitten ist natürlich die Übersicht sehr viel geringer, die Gefahr einer Zerstörung der zarten Gebilde beträchtlich. Die Celloidineinbettung bietet bei der geringen Widerstandsfähigkeit der Tiere ebenfalls Schwierigkeiten.

In einem frisch mit Formol fixierten Tier sieht man, Textfig. *l*, zunächst vom Hauptganglion nach vorn zwei unpaare Nerven verlaufen, einen schräg nach dem Rücken, den andern ebenso schräg nach dem Bauch hin. Wir können sie als Nervi recurrentes bezeichnen. Sie sind so stark, daß sie auch im Karminbalsampräparat deutlich sichtbar blieben. Von diesen abgesehen, gehört jeder Nerv deutlich einer Körperseite an.

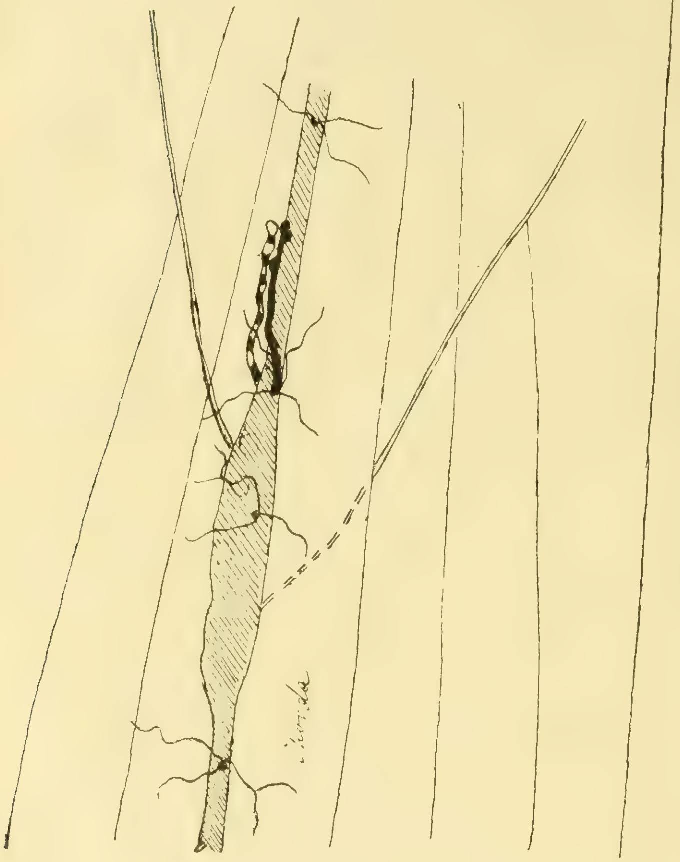
Ich fand ihrer zwei Arten, von denen bei *Oikopleura longicauda* die eine wesentlich konstanter auftritt als die andre. Betrachten wir diese konstantere Form zuerst, so werden wir uns gleich überzeugen, daß sie durchaus den motorischen Ästen nach Damas, also den sensiblen nach Seeliger entsprechen.

Im ganzen zählte ich acht Paare. Die Nerven treten am lebenden oder frisch fixierten Material deutlicher hervor, als die eines anderen, als stark lichtbrechende, ziemlich lange, unverzweigte Fäden. Sie zweigen spitzwinkelig vom Rückenstrang ab, nach hinten (bzw. vorn) lateral und ein wenig dorsal gerichtet, um sehr bald ein stumpfwinkeliges Knie zu machen und die größte Strecke der Schwanzachse parallel zu laufen, dicht dem contractilen Teil der Muskelabschnitte von innen angefügt. Das distale Ende ist meist wieder ein wenig aufgebogen. Auf dem Verlauf unter der Muskulatur tragen sie eine Reihe (drei bis fünf) rundliche Verbreiterungen, die wie Haftscheiben einer *Ampelopsis*-Ranke dem Muskel anliegen. Diese Gebilde beschrieb auch Damas, nur sind dieselben bei seinen Nerven von kurzen Ästchen getragen, gleichen der Ranke also noch mehr, und der Nerv selbst ist ebenfalls im Vergleich zu dem unsrer Form sehr kurz.

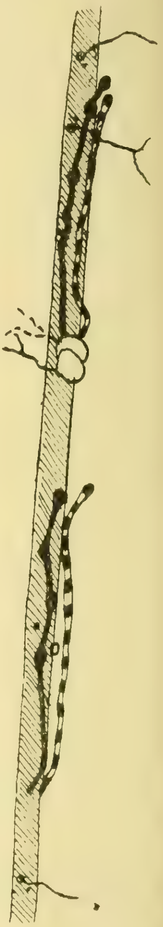
Wie dieser Autor angibt, ist die Lage der Nerven streng segmental. Das erste Paar entspringt vor dem Hauptganglion und verläuft unter dem ersten Muskelsegment nach vorn. Alle andern ziehen in umgekehrter Richtung. Der zweite zweigt etwas hinter dem Hauptganglion ab und liegt dem zweiten Muskelabschnitt an. Beide entspringen also mitten im Bereich ihres Muskelteiles, die folgenden dagegen alle hart an der vorderen Grenze desselben, zum Teil noch am Ursprung vom vorhergehenden bedeckt. Immer besitzt aber ein Muskelabschnitt nur die Endscheibchen eines Nerven.

Der dritte Nerv für das V. Segment entspringt am Ganglion II *c*. Die großen Ganglien treten nämlich auch am lebenden Tier deutlich hervor. Der vierte Nerv für Abschnitt IV wird am Ganglion IV *a* angetroffen.

Der fünfte Nerv zweigt eine kurze Strecke hinter IV *c* vom Rückenstrang ab, der sechste für das VI. Segment etwas vor VI *a*, über welchem Ganglion er endet. Ebenso verhält sich der siebente zu VII *a* und der achte, der dicht hinter VII *b* entspringt, zu VIII *a*. Im neunten und zehnten Abschnitt fand ich keine Nerven mehr. Die Lage zu den Rißlinien des Muskels wurde bereits erwähnt. Nimmt man das Gesagte zusammen, so findet man genaueste Übereinstimmung der Ursprünge dieser Nerven mit denen von *Oikopleura dioica*, mit denen auch die Zellfolge des Nervensystems so gut wie mit *Oikopleura cophocerca* übereinstimmt. Auch hier zeigt sich, daß der Verlauf nicht ganz symmetrisch ist. Dies zeigen besonders die Textfig. *l*—*p* für die ersten vier Segmente bei stärkerer Vergrößerung. Eine Erläuterung der besprochenen Nerven ist an diesen Figuren wohl nicht mehr nötig. Wir sehen dieselben hier zum Teil dicht bei Ganglienzellen entspringen, doch konnte ich die Nerven nie direkt in die Ganglienzelle verfolgen, hatte vielmehr den Eindruck, daß sie unabhängig von denselben den Rückenstrang verlassen.



Textfig. *m*.

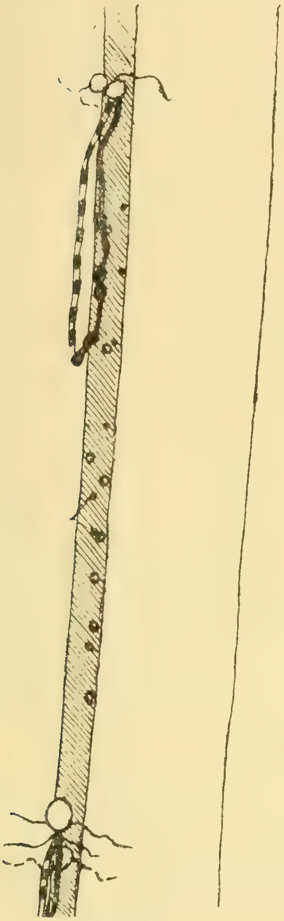


Textfig. *n*.

Fig. *m*. Die unpaaren, motorischen und rechtsseitigen sensiblen Nerven des ersten Segments eines Exemplares. (Der zweite, dritte und vierte sensible Ast sind paarig).

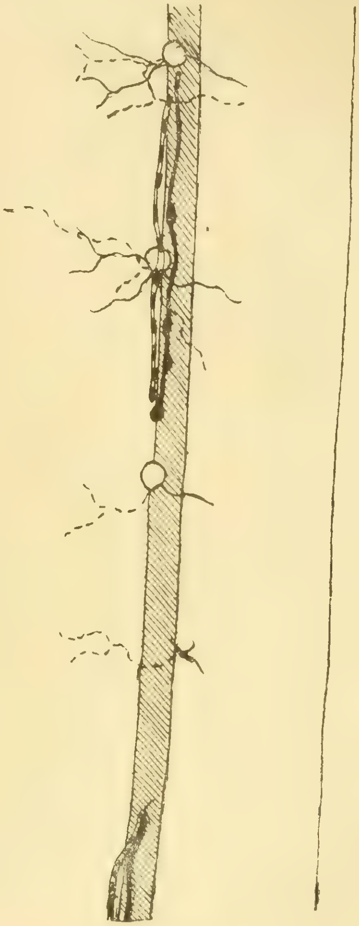
Fig. *n*. Motorischer Nerv 2 und 3 beider Seiten und die Abgangsstellen sensibler in ihrem Bereiche, die der rechten als Kreise, die der Linken als Punkte gegeben.

Dagegen zeigen sie uns sehr schön den Ursprung der andern Nervengruppe. Dies sind fein verzweigte, stark lichtbrechende Fäden, die anscheinend fast senkrecht vom Rückenstrang abzweigen, ein wenig ventral gerichtet zur Muskulatur verlaufen, unter deren contractiler Schicht sie in drei bis vier Ästchen zerfallen, die teils ventral, teils dorsal, meist gleichzeitig schräg nach vorn oder hinten gerichtet sind und Zickzackverlauf nehmen.



Textfig. *o.*

Motorischer Nerv, dritter und vierter beider Seiten und die sensiblen Ursprünge ihres Bereiches, wie *n.*



Textfig. *p.*

Alle Nerven im Bereich eines vierten Muskelabschnittes. Die der linken Seite mit durchbrochener Linie gegeben.

Ihr Auftreten ist wesentlich unregelmäßiger als das erstbeschriebene. Damas gibt für *Oikopleura dioica* an, daß die Nerven zu je zwei Paaren auf ein Segment kommen und symmetrisch sind. Eines der Paare entspringe immer an derselben Stelle wie der dicke Nerv. Daraufhin habe ich das geringe Material dieser Species, das mir im Frühjahr dieses Jahres in Rovigno in die Hände fiel, untersucht und kann seine Angaben und Zeichnungen völlig bestätigen. Bei *longicauda* finde ich das Verhalten wesentlich anders.

Besonders das dritte Segment zeigt dies deutlich. In Fig. *p* gehen von ihm fünf verzweigte Nerven rechts ab, in Fig. *n* rechts sieben (dunkle Punkte), links acht (kleine Kreise). Andre Objekte gaben andre Zahlen und zum Teil noch größere Asymmetrie (n_1 6 und 4). Nur im Segment 2 fand ich jederseits zwei Nerven, abgesehen von dem der Ganglienzellen, es entspringen die verzweigten Nerven nämlich auch von Ganglienzellen, und zwar von den großen. Geht an diesen gerade auch ein dicker Nerv ab, so bilden sie ein Paar wie bei Zelle 41 und 42 und Zelle 49, 50, sonst fehlt diese Zusammenordnung, die sich ja bei *dioica* typisch findet. Segment 3 zeigt bei weitem die größte Asymmetrie und Nervenzahl. Segment 4 läßt im beobachteten Objekt rechts drei von den Ganglien abgehende Nerven erkennen, links kommt noch ein vierter hinzu. An den Ganglien entspringen die Nerven, wie schon Textfig. *l* zeigt, zum Teil als Gruppen selbständiger Fädchen. Fig. 19 *b* von *Oikopleura cophocerca* läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß sie teilweise direkte Äste der Ganglienzellen sind, und zwar der großen. Daß andre dies sicher nicht sind, sondern erst vom Rückenstrang abtreten an einer Stelle, wo kein Ganglion liegt, zeigen das dritte und vierte Segment deutlich. Im ersten Segment, Fig. *m*, sehen wir rechts vier Nerven, denen an dem betreffenden Individuum nur drei linke gegenüberstehen, und zwar war der erste asymmetrisch.

Es zeigen also diese Bildungen Asymmetrie, Inkonstanz in den einzelnen Individuen, wenn auch ein gewisser Gesamtcharakter für jedes Segment vorhanden ist und die von den Ganglien abgehenden Nerven konstant sind. Bezüglich der Species scheinen sie bei größeren Arten zahlreicher zu sein als bei kleineren, vgl. auch Fig. 19 von *Oikopleura cophocerca*.

Was läßt sich aus alledem für die Bedeutung der Nerven des Schwanzes erschließen?

Die Nervi recurrentes werden rezeptiv sein, da sich in ihrer Endgegend weder Drüsen noch Muskeln finden. Die mit Endplatten den Muskeln aufsitzenden Nerven, die genau der Zahl und Grenze der Muskeln entsprechen, und zwar mit ihnen anscheinend durch die ganze Gattung die gleichen Verhältnisse bieten, sind wohl sicher motorisch, darin muß ich Damas gegen Seeliger recht geben.

Können wir die dünnen, verzweigten Nerven als sensibel ansehen? Damas nimmt eine Hypothese zu Hilfe. Er hält nach den Beobachtungen Seeligers die Muskelsegmente je aus einer dorsalen und ventralen Zellreihe aufgebaut und nimmt an, daß die Enden der sensiblen Fasern zwischen den Grenzen dieser beiden Reihen unter die Epidermis treten.

Wenn wir den langen, divergenten Verlauf der Fasern beachten, wie ihn Textfig. *m* zeigt, und bedenken, daß, soweit sichtbar, die Nerven stets medial von der contractilen Schicht bleiben, so wird es sehr unwahrscheinlich, daß sie gewissermaßen eine Zellgrenze als Durchlaß benutzen. Es ist sicher zunächst das einfachste, anzunehmen, daß auch diese Nerven ihr Ende da haben, wo man es sieht, also unter der contractilen Schicht. Will man sie noch unsichtbar sich fortsetzen lassen, so muß man wohl schon annehmen, daß sie in die Rücken- oder Bauchflosse eintreten, das ist jedoch rein hypothetisch, ja vielleicht mehr als das. Übrigens läßt die Epidermis des Schwanzes Sinneszellen vermissen, und die häufigen Läsionen des Epithels lassen dieselbe nicht gerade als sehr sensibel und ungünstig für Nervenendigung erscheinen.

Es würde sich vielleicht empfehlen, die vielberührte Frage nach der Segmentierung des Appendicularienschwanzes hier zu diskutieren. Daß die Ganglien nirgends segmentalen Bau zeigen, ist klar, war aber nicht anders zu erwarten, vgl. *Amphioxus*. Daß wir motorische Nerven in bestimmter Anzahl haben, wäre auch nicht merkwürdig, wenn jedes Segment eine Zelle wäre. Auch für die Bewertung des Nervenverhaltens bleibt also der Aufbau der Muskulatur ausschlaggebend. Über diesen ist aber vorläufig nichts zu sagen, da die Angaben von Goldschmidt und Seeligers nicht vollständig sind. Die Entwicklungsgeschichte muß also hier die Entscheidung bringen. Übrigens, wenn man selbst bei Appendicularien eine Segmentierung fände, so würde sie doch von der des *Amphioxus* so verschieden sein, daß es zweifelhaft wäre, ob man sie mit der Segmentierung der Vertebraten in phylogenetischen Zusammenhang bringen könnte. Jedenfalls wäre es wünschenswert, hier das uns noch fast unbekannte Nervensystem der Ascidienlarve vorher kennen zu lernen.

Nachdem wir so gleichzeitig mit dem Nervensystem den Gesamtaufbau des Schwanzes kennen lernten, wollen wir uns den übrigen ectodermalen Bildungen zuwenden, d. i. bei unserm Objekt nur noch die Epidermis. Beginnen wir hier mit der Oikoplastengegend. Von derselben sagt Lohmann: »Diese gehäusebildenden Zellen sind in ganz bestimmten Zügen und Gruppen angeordnet, die für das Verständnis der Gehäusebildung wichtig sind«, und weiter unten: »Auf der Rückenkante des Rumpfes ruft das Zusammentreffen der beiderseitigen Zellreihen besonders regelmäßige Gruppierungen hervor, denen ich aber bisher nur geringe Bedeutung beilegen kann.«

Eine Nachuntersuchung liefert Salensky für *Oikopleura vanhoeffeni* und *rufescens* und kommt zu dem Resultat, daß »la structure de la couche oikoplastique est remarquable non seulement par la régularité de la distribution des cellules oikoplastiques mais encore par l'étonnante persistance avec laquelle cette distribution se retrouve chez toutes les espèces d'*Oikopleura* et probablement chez les Oikopleurides.

Wären diese Worte vom Autor bewiesen, so hätte ich es sehr einfach und könnte auf ihn hier verweisen. Aber seine Figuren zeigen sogar eine deutliche Asymmetrie, die sich in denen Lohmanns und in Wirklichkeit nicht findet. Einen Beweis für die Behauptung versucht er so wenig wie für die Behauptung: »Il fut noté par Lohmann (ich finde es dort nicht) ce qui est d'ailleures conforme à mes recherches actuelles, que chaque cellule de la région oikoplastique a une fonction spéciale à remplir«. Widersprechen dem doch seine eignen Worte: »Malgré la disposition régulière et la variabilité des cellules constituantes dans les oikoplastes dorsaux leur fonction est uniforme. Elles ne sécrètent que la substance mucilagineuse homogène de la coquille«.

So muß ich den Beweis selbst versuchen, jedoch möchte ich nicht die ganze Menge der Oikoplasten durchstudieren, sondern beschränke mich auf Stichproben. Untersucht sind ja schon die Oikoplasten von Fol. Von ihnen sagt Lohmann, daß gleichsam ihre Achse von einer Reihe von acht großen Zellen gebildet wird. Hinter ihnen liegen drei gebogene Reihen von Zellen zu etwa 27 Querreihen geordnet. Weiter nach hinten folgen lange, spindelförmige Zellen, die ein aus fünf großen Zellen gebildetes breites Band zwischen sich fassen. An die großen Zellen lagert sich nach vorn eine halbkreisförmige Masse sehr kleiner Zellen an. Salensky zählt nur sieben Riesenzellen, sowohl bei *Oikopleura rufescens* als bei *Stegosoma*. Vor den kleinen Centralzellen beschreibt er sechs große kubische Zellen. Sonst weicht seine etwas weniger detaillierte Schilderung von der Lohmanns nicht ab.

Mit diesen Resultaten stimmen die Ihles bei *Meg. Huxleyi* nicht überein, vielmehr gibt er, wie Lohmann, dem er sich auch sonst völlig anschließt, acht Riesenzellen an. Sollte also Salensky richtig beobachtet haben, wäre seine Ansicht der Gleichheit dieser Elemente bei allen Oikopleuriden verkehrt. Aber eine Bestätigung seiner Angaben bleibt abzuwarten.

Ich selbst fand acht Riesenzellen und auch sonst dasselbe wie Lohmann und Ihle. Die Eisenschen Oikoplasten bestehen nach Lohmann aus sechs paarweise geordneten Haupt- und etwa 15 kleinen Nervenzellen. Salensky findet bei *Oikopleura rufescens* nur vier Hauptzellen, ebenso Ihle bei *Megalocercus*.

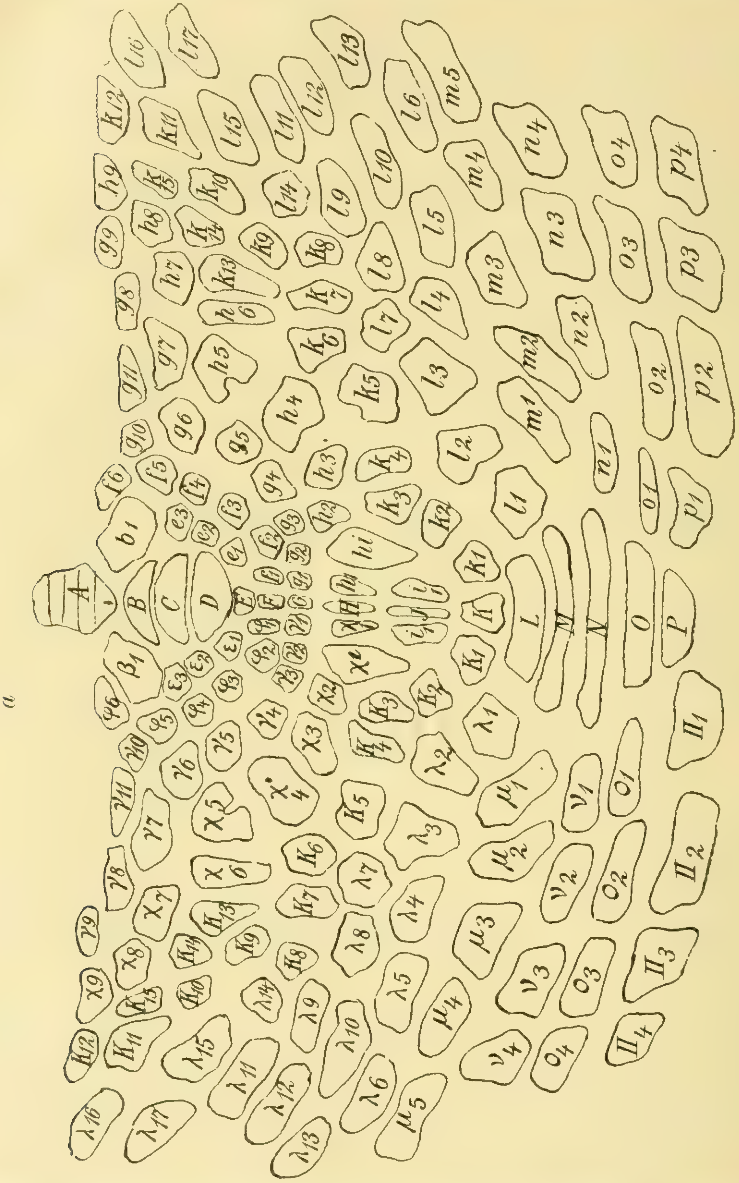
Sonstige Detailangaben Salenskys sind sehr vorsichtig: »On peut compter jusqu'à six rangées etc.«

Bezüglich der Eisenschen Oikoplasten habe ich keine Studien gemacht, da ihre Konstanz als erwiesen gelten konnte und sie meinem Hauptobjekt fehlen. Für meine Stichproben habe ich mir vielmehr Gegenden möglichster Gleichheit gesucht, wo man also erwarten konnte, daß es auf eine Zelle mehr oder weniger für die Funktion nicht ankomme.

Zunächst zeigt Textfigur *ra*, *rb* das Bild von zwei hinteren Zellreihengruppen (drei habe ich im ganzen untersucht) der Oikoplasten von Fol. Im einzelnen alles durchzusprechen, lohnt nicht, die beigesetzten Zahlen erlauben, sich zu orientieren. Im Anfang finden wir einen Keil aus einem schmalen Kern der inneren, zwei sich fast berührenden der mittleren und zwei weiter getrennten der äußeren Reihe. Es folgt in jeder Reihe eine Zelle, wobei ein accessorischer Kern noch vor der der ersten Reihe steht, so daß so in der Quere vier Kerne nebeneinander stehen. Auf den nächsten Kern der Mittelreihe kommen je zwei in der äußeren und inneren, dann folgen regelrechte Querreihen, von denen die sechste und siebente in einen Kern der Vorderreihe zusammenlaufen. Von Kern 28 an hört die hintere, von Kern 28 ab die mittlere auf, nur die vordere von 29 Zellen erreicht den Rücken. Den letzten Kernen dieser Reihe sind wieder zwei accessorische vorgelagert. Interessant ist ferner das sehr deutliche Vorragen des 14. und 17. Kernes der Innenreihe.

Nach Salensky soll die Funktion der Rückenzellen ganz gleichmäßig sein. Dieselben zeigen aber ein schönes konstantes Mosaik, das Lohmann bereits erwähnt und von dem zwei Fälle in Textfigur *qa* und q_b abgebildet sind. Die Konstanz betrifft Form und Anordnung. Erstere mag man sich in weitem Maße als Funktion letzterer denken, dabei bleiben dann aber Übereinstimmungen von h_5 und χ_5 mit ihrer merkwürdigen Bucht unerklärt. Ich empfehle diese Gruppen sehr zur Betrachtung.

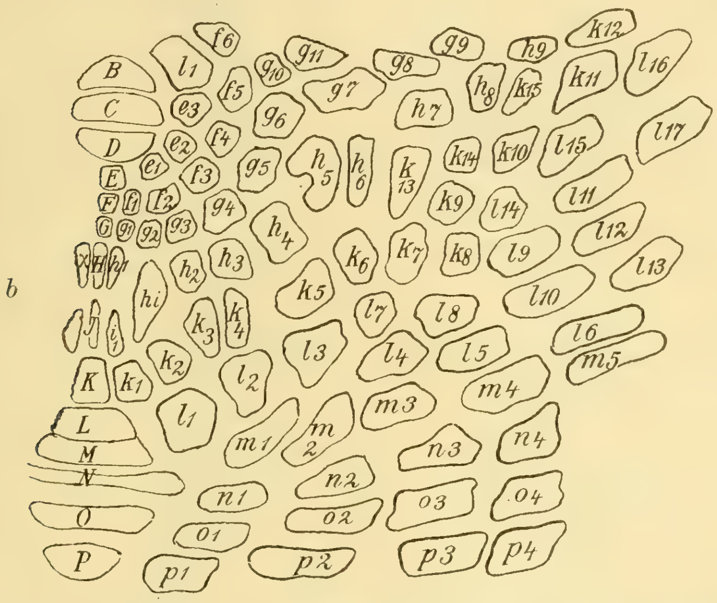
Das glatte Epithel habe ich nicht näher studiert. Die Sinnesorgane sind ja im Anschluß an das Nervensystem besprochen. Es bietet das flache Epithel dadurch erhebliche Schwierigkeit, daß es gewöhnlich durch Schrumpfungen Falten bildet, so daß ein Vergleich fast unmöglich wird. Auch ist es nicht immer wohlerhalten. Bei besonders guten



Textfig. 9a.

Mediodorsale Oikoplastengruppen. Die Buchstaben dienen der Vergleichung vorn oben.

Präparaten hatte ich hinten auf der Kapuze und am Hinterende des Körpers den Eindruck, als ob dort Symmetrie herrsche. Von dem dünnen Epithel der Ober- und Unterseite der Lippe gebe ich zwei Skizzen, die ebenfalls die Andeutung von Symmetrie dort zeigen und eine gewisse Ähnlichkeit der Zellanordnung erkennen lassen (Fig. 11 und 12). Zum Ectoderm sind dann wohl noch zwei ventral vom Flimmerapparat der Kiemen in den Spiraculargängen gelegene Polster hoher, den Oikoplasten ähnelnder Zellen zu rechnen, wie Ihle solche auch von *Megalocercus* beschreibt. Das innere liegt der Innenwand der Spiracula auf, unmittelbar neben dem Enddarm jederseits.

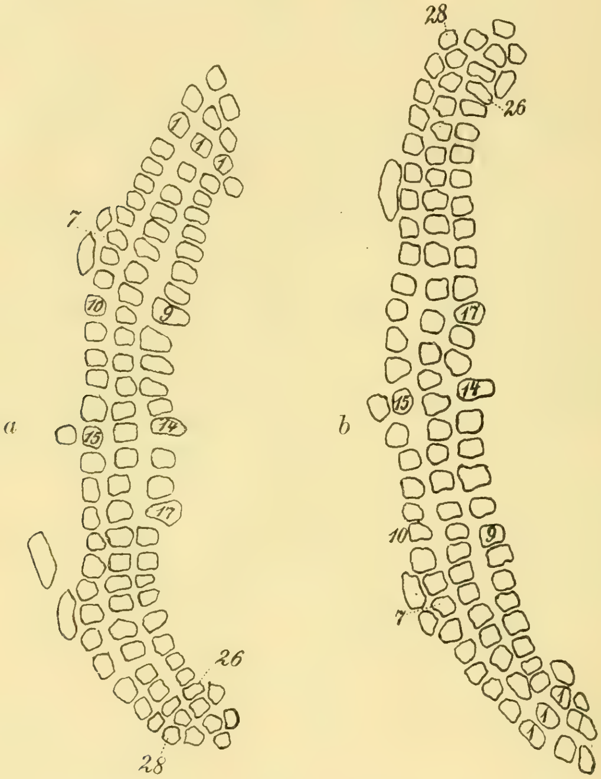

f6
g11
g9
h9
k12
l16
B
l1
g10
g8
C
e3
f5
g7
h8
k15
k11
h7
D
e2
f4
g6
l17
l15
E
e1
f3
g5
h5
h6
k13
k14
k10
F
f1
f2
g4
k9
l14
l11
G
g1
g2
g3
h4
l12
H
h2
h3
k6
k7
k8
l9
l13
b
hi
k5
l10
J
i1
k3
k4
l7
l8
l6
K
k1
k2
l3
l4
l5
m5
l2
m4
L
l1
m3
M
m1
m2
n3
n4
N
n1
n2
O
o2
o3
o4
o1
P
p1
p2
p3
p4

Textfig. q_b.

Rechte Hälfte des gleichen Bezirks wie Fig. q_a eines andern Exemplares. Erklärung nebenstehende Figur.

Fig. 20 zeigt die elf Zellen in der typischen Ordnung, besonders die große Zelle 10 ist leicht stets wiederzuerkennen. Die verschiedenen Ausdehnungszustände des Enddarmes bedingen zwar eine verschiedene Gesamtgestalt dieser Gruppe, aber die feinere Anordnung und relative Größe bleibt immer die gleiche. Fig. 21 zeigt die Gruppe aus einer Frontalschnittserie. Die Bezeichnungen ergeben ja alles, es mag kurz jedoch besprochen werden.

Der erste Schnitt enthält 1 ganz, schneidet 10 und 9 dagegen nur an. Die Kerne letzterer folgen im nächsten Schnitt der Hauptsache nach, 10 durch seine Größe charakterisiert. Lateral von 10 liegt 3, etwas tiefer folgt 8, dann 7 unbedeckt, während die etwa in gleicher optischer Ebene gelegenen Kerne 3 und 11 von hauptsächlich 10 überlagert sind. Von 3 reicht noch ein Stückchen auf den nächsten Schnitt, ebenso von 7, derselbe enthält 4, die lateralste Zelle der Gruppe 5 und 6, die in *b* schon angeschnitten war.

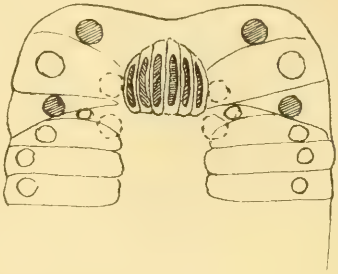


Textfig. $r_{a,\, b}$.
Rechte und linke, drei Parallelreihen kleiner Zellen aus den falschen Oikoplastengruppen zweier verschiedener Exemplare, die Zahlen dienen der Vergleichung.

Gegenüber an dem lateralen Umfang der Spiracula liegt dann noch eine ebenso konstante Gruppe von 15 großen Zellen, dicht den Oikoplasten benachbart. Dieselben zeigen gleiche Konstanz, wie die besprochene Gruppe, soweit meine sechs geeigneten Schnittserien für die erste und die nur vier günstig orientierten für die zweite Gruppe das behaupten lassen. Immerhin waren gewisse charakteristische Zellen in jeder Serie gut zu erkennen, zum Teil auch ihre nächste Umgebung, sind aber der Raumersparnis halber nicht abgebildet.

Ob auch die den Wimperapparat bildenden drei Zellringe konstant sind, kann ich nicht sagen, hier ließ mich die Färbung der Kerne im Stich, vielleicht gelingt der Nachweis bei mehr Material. Daß hier auch Konstanz herrscht, ist nicht unwahrscheinlich.

Ehe wir zur Besprechung des Darmes übergehen, möchte ich noch eine Zelle erwähnen, vielleicht ist es auch eine Zellgruppe, die stets in der linken Seite der Leibeshöhle neben dem Pharynx liegt, Fig. 22, 23, etwa ebenso hoch wie dieser. Die Figur 23 würde unten im Schnitt noch den Endostyl, oben das Ganglion zeigen. Ob dies eigentümliche, konstant vorhandene Gebilde nur einen Kern hat, wie im Frontalschnitt Figur 22, vermag ich nicht anzugeben. Vielleicht ist ihre Kernzahl variabel. Das Gebilde ähnelt den Mesenchymzellen im *Oikopleura dioica*-Schwanz nach den Abbildungen, die ich von ihnen habe. Da ich das eine nicht frisch, das andre nicht konserviert beobachtet habe, kann ich die Übereinstimmung nicht beweisen, möchte aber dies Ding einstweilen als Mesenchym ansprechen.

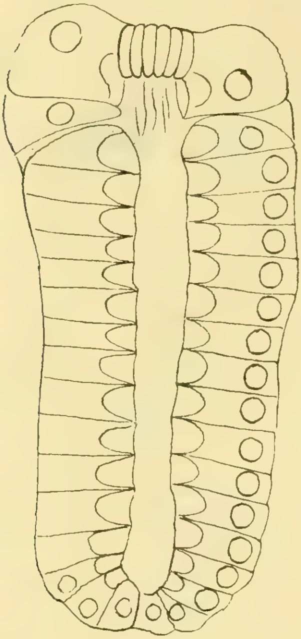


Textfig. *s*.

Vorderende des Endostyl nach einem Totalpräparat. Ansicht vom Rücken und etwas von vorn. Die höchsten Kerne dunkel, die tiefsten mit durchbrochener Linie.

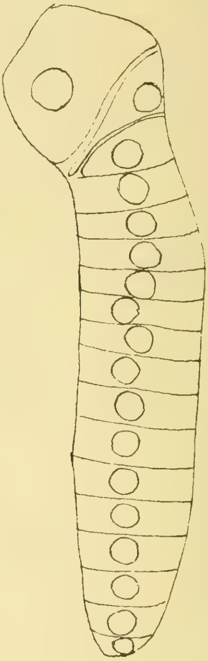
Von den Organen des Darmes hat mich nur der Endostyl näher beschäftigt. Er besteht aus drei Paar Zellreihen, wie der von *Megalocercus Huxleyi* nach Ihles Darstellung, einer dorsalen, einer mittleren und einer ventralen. Im Hermann-Präparat gelang es mir nicht, für die mittlere, aus sehr kleinen Elementen zusammengesetzte Reihe die kleinen ovalen Kerne nachzuweisen, so daß ich die Zellreihe anfangs übersah, doch trat hier der Flimmerbesatz und der von Ihle beschriebene dunkle dorsale Grenzstreif deutlich hervor. Formolmaterial, in dem eine wohl nicht normale Trennung der Dorsal- und Ventralreihe stattgefunden hatte, ließ an ihrer Grenze die dritte deutlich erscheinen. Später fand ich sie auch bei anderm Material. Einen Durchschnitt von Formolmaterial gibt Fig. 24, in der die relative Anordnung der drei Zellpaare, die im Schnitt den drei Zellreihen entsprechen, um die centrale Höhle deutlich zu sehen ist. In Textfig. *t* gebe ich ein Bild des ganzen Organs im hohen Frontalschnitt. Wie Ihle unterscheide ich das Vorderende vom Hauptteil. Eine deutliche Abgrenzung beider ist jedoch nur an der Dorsalreihe zu sehen, Textfig. *t*, *u*. Die Ventralreihe geht bei meiner Form unmittelbar in die großen, ihr ähnlich gebauten Zellen des Vorderrandes über.

Die Dorsalreihe des Körpers besteht meist aus 17, in einigen Fällen (3 von 14) aus 19 hohen und breiten, aber kurzen, mit ihrer flachen Vorder- und Hinterfläche geldrollenförmig aneinander gelegten Drüsenzellen, die von der zweiten bis zur 14. gleiche Größe haben. Die erste ist wenig kleiner und nach vorn gewölbt, die hinteren drei bis vier Zellen werden auch successive kleiner. Beide Reihen stehen einander parallel, nur die letzten etwa drei Zellen jederseits biegen sich nach innen, so daß die 17. bzw. 19. zur Berührung in der Medianebene kommen. Die Reihen sind stets symmetrisch. Der kleine runde Kern liegt ganz lateral, etwa in halber Höhe der Zelle, deren Breite er fast ganz einnimmt. Gegen die Mitte enthält jede Zelle eine halb ellipsoidförmige hellere Masse, von größter Ausdehnung in dorsoventraler Richtung,



Textfig. *t*.

Frontalschnitt durch den Endostyl in Höhe der dorsalen Zellreihe (etwas schief).

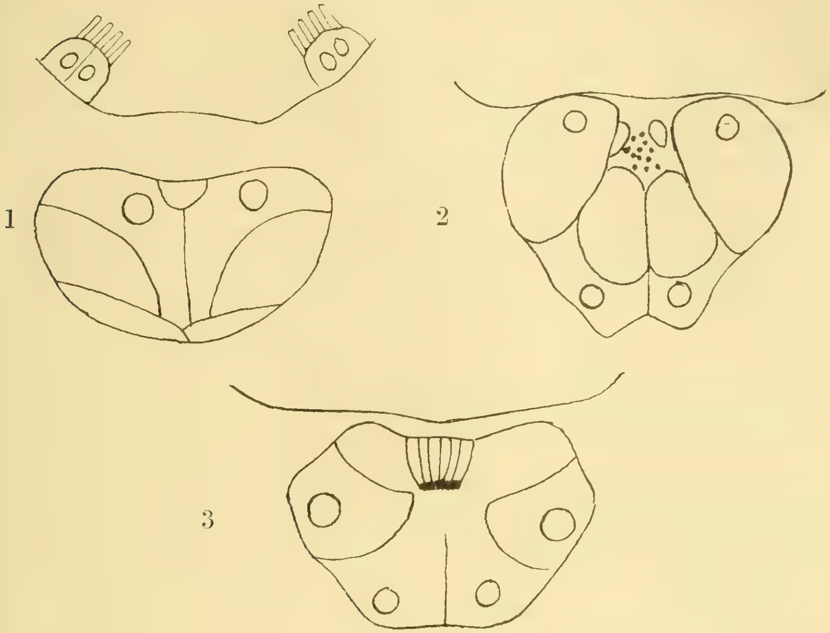


Textfig. *u*.

Sagittalschnitt durch die dorsale Zellreihe des Endostyl.

vgl. Textfig. *t* und Fig. 24, wie es ja der Zellform entspricht. In dieser Masse sehe ich mit Ihle das Secret der Zelle. Die ganze Reihe übersieht man in Fig. *t* und *u*.

Die Ventralreihen liegen einander an der Medianebene symmetrisch gegenüber, meist eng aneinander, dadurch ist ihr Verlauf festgelegt in einer sagittalen Ebene. Das verdünnte Hinterende und das verdickte, den Kopf bildende Vorderende sind nach oben gebogen, vgl. Fig. 25, 26. Die eigentliche Reihe rechne ich von dem Vorderende der oberen Reihe bis zum Hinterende des Endostyl. Sie umfaßt gewöhnlich acht, selten neun Zellen, deren erste groß, deren letzte sehr klein sind. Der Zellkörper zeigt im normalen Querschnitt die Form Fig. 26, in den Längsschnitten frontal fast rechteckige Form, sagittal die eines schiefwinkeligen Parallelogramms, dessen spitze Winkel nach vorn oben und hinten unten sehen. Nur die Vorderfläche der großen Zelle steht rechtwinkelig. Der kleine runde Kern steht lateral und ventral. Auch diese Zellen enthalten gegen das Lumen zu einen Secretpfropf.



Textfig. v_{1-3}.
Drei successive Querschnitte durch den Kopf des Endostyl.

Der Kopf entsteht so, daß vor der vordersten Zelle der Unterreihe eine ihr histologisch völlig gleichartige sich unmittelbar anschließt, die hinten aber so hoch oder höher ist, als sie, bald aber an Höhe zuerst stark, dann weniger stark verliert und sich spitz an der Unterfläche des Endostyl bis zu dem Winkel erstreckt, in dem sich dessen Vorderwand aufbiegt. Ihre Vorderfläche zeigt so einen nach oben offenen Bogen, der lateral bereits weiter hinten beginnt, so daß die größte Masse der Zelle medial liegt. Dieselbe gehört also ganz der Ventralseite des Endostyl an.

An der gekrümmten Vorderfläche biegt sich die Unterreihe des Endostyl nach oben, indem sich in dieselbe jederseits eine große, stark nach lateral entwickelte Zelle hineinlegt. Die beiderseitigen Zellen berühren sich kaum in der Medianebene, während zwischen den hinteren, den Secretpfropf enthaltenden Stücken ein deutlicher Zwischenraum besteht. Ihre Kerne liegen in den lateralen Ecken. Auf ihnen liegen nun median nebeneinander sechs in der Querrichtung ganz glatte, aber lange und sehr hohe Zellen eng aneinander gepreßt, wie sie auch Ihle abbildet, von ihnen geht der mächtige Wimperbusch aus. Sie besitzen flache und hohe Kerne, zeigen, im Gegensatz zu den Drüsenzellen, ein schwach färbbares Plasma, Textfig. *t*, *s*, v_3.

Jederseits wird diese Gruppe flankiert von der obersten kleineren Zelle der Bauchreihen mit mehr medial verschobenem Kern. Auch diese beiden Zellen berühren sich noch ganz vorn in der Medianebene. Eine Schnittserie quer zum Endostyl durch dessen Kopf geben Textfiguren v_1—v_3.

Zwischen den Endostylkopf, der, wie wir sahen, abgesehen von den sechs Flimmerzellen, durch die vordersten Teile der ventralen Zellreihen gebildet wird, und die Dorsalreihen schiebt sich von oben keilförmig eine Zelle ein, die mit ihrem spitzen unteren Ende bis an die Grenze beider Reihen reicht. Ihr Kern steht in dem breiten dorsalen Teil. Hier ist sie im Schnitt sowohl von der ventralen als dorsalen Reihe durch einen Spalt deutlich abgesetzt und markiert so scharf die Grenze beider Reihen. Auch ist sie oben lateral breiter entwickelt, medial zugeschärft. Ob in ihrem platten medianen Teil ein Secretpfropf steckt, konnte ich nicht sicher ermitteln.

Die mittlere kleinkernige Zellreihe zieht schräg abwärts von den sechs Wimperzellen nach hinten, der Grenze der dorsalen und ventralen Reihe folgend, um dann hinten mit letzterer wieder aufwärts zu biegen. Ich habe etwa 16 Kerne gezählt.

Anm.: Da diese Reihe bei manchen Fixierungen schwer nachweisbar war, wäre es wohl denkbar, daß sie häufig übersehen ist. Jedenfalls findet sie sich auch bei Oikopleuren, ist also kein besonders wichtiges Kriterium der Gattung *Megalocercus*. Die abweichenden Verhältnisse bei *Oikopleura dioica* gesellen sich dort zu einer Verschiedenheit des Geschlechtsapparates, so daß man wohl berechtigt wäre, letztere Form als Gattung abzutrennen, eher als *Stegosoma* und *Megalocercus*, deren wesentlichstes Gattungsmerkmal doch wohl ihre Größe ist. Übrigens wäre zu beachten, falls die meisten Oikopleuren tatsächlich der Mittelreihe entbehren sollten, ob nicht dieselbe wenigstens bei *Oikopleura intermedia, fusiformis* und *gracilis* sich findet und gemeinsam mit dem Fehlen der Schlunddrüsen ein gutes Gattungsmerkmal abgibt.

Während nun die Zellen des Endostylkopfes in allen Serien völlige Konstanz zeigen, die für die sechs Flimmerzellen auch in einer beträchtlichen Anzahl Totalpräparaten bestätigt werden konnte, finden wir in der Cauda Abweichungen von bis zwei Zellen in der Dorsal- und einer Zelle in der Ventralreihe. Wie sind diese zu deuten? Eine Möglichkeit wäre, daß bei einigen Individuen eine Teilung einer oder zweier Zellen vor sich geht, die bei andern fehlt. Ließe sich nachweisen, daß dies mit einem bestimmten Alter geschehe, so würde die vorliegende Differenz der Konstanz der Zellen keine Schwierigkeiten bereiten, einstweilen wissen wir darüber jedoch noch nichts.

Zweitens könnten Zellen zu Drüsenzellen differenziert sein, die es bei andern Exemplaren nicht sind, vielleicht am hinteren Ende des Endostyl, wo eine kleinzellige Masse liegt, in die alle Reihen übergehen. Die Zelle könnte auch dann vorhanden sein, wenn sie auch nicht Drüsenzelle ist, und man könnte eventuell finden, daß die Drüsenzelle eines Individuums einer unveränderten Epithelzelle des andern homolog ist. Doch auch das ist reine Hypothese, jedenfalls zeigt sich hier der direkten Beobachtung eine Inkonstanz.

Das gilt auch von den riesigen Drüsenzellen des Magens, deren Zahl ich von drei bis 13 schwankend fand. Dies findet aber möglicherweise auch die Erklärung, daß im einen Falle mehr, im andern weniger Zellen den indifferenten Charakter aufgegeben haben. Leider ist ja bei der Menge der Darmzellen der Versuch, ihre Konstanz nachzuweisen, aussichtslos. .

Fassen wir alles zusammen, so ließ sich Konstanz nachweisen im ganzen Nervensystem, im Geschmacksorgan, in den zwei Tastorganen des Pharynxeinganges, in den Chordazellen, im Oikoplastenepithel und den kleinen Gruppen des äußeren Spiracularganges. Eine aus unserm Begriff herausfallende Schwankung zeigte nur der Endostyl, für die übrigen Organe ist die Untersuchung nicht abgeschlossen.

Wesentlich günstiger für dieselbe dürfte *Fritillaria pellucida* sein. Nach dem, was wir durch SEELIGER und SALENSKY und RAY LAN-

KESTER wissen, ist hier weitgehende Konstanz bereits bekannt. Sie betrifft die Ganglien des Rückenstranges, die Muskelzellen, die Zellen des Magens und Darmes, die Hautdrüsen, den Endostyl und die Kiemenöffnung; ich kann aus eignen Beobachtungen hier auch die Chordazellen zufügen. Es fehlt nur der Nachweis für Gehirn, Flimmergrube, Epidermis mit Sinnesorganen, Vorder- und Enddarm. Sobald ich Gelegenheit finde, werde ich versuchen, mir das Material zum Studium dieser Dinge zu verschaffen, zugleich auch Material größerer Formen, um, wenn möglich, über den inneren Zusammenhang des Nervensystems einiges bringen zu können. Ich hoffe, daß dies den II. Teil der Arbeit bilden kann.

Rostock, im November 1908.

Nachtrag.

Soeben ist mir IHLES: Die Appendicularien der Siboga-Expedition zugegangen. Hier hat der Autor den früher für *Megalocercus* beschriebenen Bau des Endostyl, den ich auch bei *Oikopleura longicauda* nachweise, ebenso bei den meisten Oikopleuren gefunden und vermutet wie ich (in der Anm. S. 620), daß derselbe außer *Oikopleura dioica* wohl allen Oikopleurinen zukomme. Wenn nun auch die Art der Einmündung der Speiseröhre in den Magen für die Bestimmung der Species ein wichtiges Merkmal abgibt, so kann ich darin doch kein so gewichtiges Verhältnis erblicken, daß sich darauf verschiedene Genera stützen ließen. Dagegen scheint mir, daß der völlig abweichende Endostylbau und die Diökie wohl Grund genug für eine generische Absonderung der Species *Dioica* bieten. Wenn man dabei die größere Gesetzmäßigkeit des Nervenursprunges vom Rückenstrang bedenkt, so scheint es, daß auch hierin dasselbe Moment stärker zum Ausdruck kommt wie in der Rückbildung der einen Zellreihe des Endostyl, nämlich das der Vereinfachung und Stabilisierung des histologischen Gesamtbaues.

Literaturverzeichnis.

1. D. DAMAS (1904), Contribution à l'étude des Tuniciers. Archives de Biologie. T. XX. p. 747 ff.
2. DELAGE-HÉROUARD (1898), Traité de Zoologie concrète. T. VIII. Les Procordés. p. 162.

3. Eisen (1874), Vexillaria speciosa n. sp., ett Bidrag till Appendicolariornas Anatomi. Kongl. Svenska. Vet.-Akad. Handlingar. Bd. XII.
4. Fol (1872), Études sur les Appendiculaires du Détroit de Messine. Mémoires. Soc. Physique et Hist. Nat. de Genève. T. XXI. p. 445.
5. Gegenbaur (1854), Bemerkungen über die Organisation der Appendicularien. Diese Zeitschr. Bd. VI. S. 406.
6. Goldschmidt (1903), Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XVIII.
7. — (1908), Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Diese Zeitschr. Bd. XC. S. 73.
8. Huxley (1851), Remarks upon Appendicularia and Doliolum. Philosoph. Transact. p. 595.
9. — (1856), Further Observations on the Structure of Appendicularia flabellum (Chamisso). Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. IV. p. 181.
10. J. E. W. Ihle (1906), Bijdragen tot de Kennis van de Morphologie en Systematiek der Appendicularien. Proefschrift. Amsterdam.
11. — (1907), Über den Endostyl und die systematische Stellung der Appendicularien. Zool. Anz. Bd. XXXI. S. 770.
12. Langerhans (1877), Zur Anatomie der Appendicularien. Monatsbericht d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. S. 561.
13. — (1880), Über Madeiras Appendicularien. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. S. 144.
14. Lefevre (1894), The Vertebration of the Tail in Appendiculariae. Johns Hopkins Univers. Circulars. Vol. XIII.
15. Leuckart (1854), Zoologische Untersuchungen. 2. Heft. Salpen und Verwandte.
16. Lohmann (1898), Das Gehäuse der Appendicularien, sein Bau, seine Funktion und Entstehung.
17. Martini (1908a), Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden III. mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung. Diese Zeitschr. Bd. XCI. S. 191.
18. — (1908b), Die Konstanz histologischer Elemente bei Nematoden nach Abschluß der Entwicklungsperiode. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. 22. Versammlung. Berlin.
19. Moss (1871), On the Anatomy of the Genus Appendicularia with Description of a new Form. Transact. Linn. Soc. London. Vol. XXVII. p. 299.
20. Rankin (1894), On the supposed Vertebration of the Tail in Appendicularia. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. VIII. p. 289.
21. Ray Lankester (1873), Summary of Zoological Observations made at Naples in the winter of 1871/72. Ann. and Mag. of Nat. Hist. IV. Ser. Vol. XI. p. 87.
22. — (1874), On the Heart of Appendicularia furcata and the Development of its Muscular Fibres. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XIV. p. 274.
23. — (1882), The Vertebration of the Tail of Appendiculariae. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXII. p. 387.
24. Salensky (1903/04), Études Anatomiques sur les Appendiculaires. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg. VIII Sér. Phys. A. Math. T. XIII et XV.

25. Ussow (1876), Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Tunicaten. Mém. Soc. imp. Sc. nat. Moscou. T. XVIII.

26. Woltereck (1904), Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordiusentwicklung. Arch. Entw. Mech. Bd. XVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Die unter der Tafel stehenden Zahlen dienen zur Erleichterung beim Auffinden der Figuren. Die betreffende Figur befindet sich ungefähr senkrecht über der auf sie verweisenden Zahl.

Tafel XXVIII.

(Fig. 1—5 Vergr. *Oikopleura longicauda.* Vergr. 675 : 1.)

Fig. 1 *a—o.* Serie von Querschnitten durchs Gehirn. Die Schnitte sind von hinten gesehen. *a,* vorderster, *o,* hinterster Schnitt. *d, f, h, k, m* sind die höhere (hintere) optische Ebene des der vorangehenden Figur zugrunde liegenden Präparates, *a* die tiefere (vordere) von *b.* Die Kerne der Fig. *a, d, f, h, k, m* sind in den übrigen Bildern rot gegeben. Hermannsche Flüssigkeit. Erklärung der Buchstaben s. Text.

Fig. 2 *a—g.* Serie von Sagittalschnitten durchs Gehirn. Ansicht von links *a* weitest rechts, *g* weitest links gelegener Schnitt. Die Fig. *b, d,* stellen die tiefsten (weitest rechts gelegenen) Teile des folgenden Schnittbildes *c* bzw. *e* dar, in denen die betreffenden Kerne rot gegeben sind. Sonst wie vorige Figur.

Fig. 3 *a—f.* Serie von Frontalschnitten durchs Gehirn, Ansicht von oben. *a* meist ventraler, *f* weitest dorsaler Schnitt. Die Fig. *b, d, f* stellen die höchsten (weitest dorsal gelegenen) Teile des vorangehenden Schnittbildes dar, in dem die betreffenden Kerne rot gegeben sind. Nur 3 *a* stellt ausgeführt alle der ventralen (gewölbten!) Oberfläche angehörigen Kerne und Zellen dar. Sonst wie vorige Fig.

Fig. 4 *a—c.* Der das Lateralganglion betreffende Teil von drei successiven Sagittalschnitten. *a,* medial, *c* lateral. Sonst wie Fig. 1.

Fig. 5. Gesamtbild des linken Lateralganglion aus einem schiefen Frontalschnitt. Dorsalansicht. *M-O,* Mundöffnung. Hermann.

Tafel XXIX.

(Fig. 6—13. *Oikopleura longicauda.*)

Fig. 6 *a* u. *b.* Zwei Sagittalschnitte durch das Vorderende: *Op,* Oikoplasten; *G,* Gehirn; *O,* Statocyste; *O-L-S,* Oberlippen-Sinnesorgan; *U-L-S,* Unterlippen-Sinnesorgan; *En,* Endostyl; *Olf,* Sinnesorgan des chemischen Sinnes. Hermann Vergr. 600/1.

Fig. 7. Eines der kleinen im Pharynx gelegenen Sinnesorgane vom Rücken gesehen. Formol, Hämalaun. Vergr. 600/1.

Fig. 8. Teil eines Querschnittes des Vorderendes, das Geschmacksorgan enthaltend, mit den herantretenden Schlundringästen. Buchstaben im Text erklärt. Die roten Kerne gehören einer tieferen optischen Ebene an. Hermann Vergr. 600/1.

Fig. 9. Riechzellen und Nervenfasern aus einem analogen Schnitt stärker vergrößert. Hermahnn-Safranin. Vergr. 900/1.

Fig. 10. Teile von vier successiven Frontalschnitten, das Riechorgan enthaltend. *En*, Endostyl. Die übrigen Buchstaben im Text erklärt. In tieferer optischer Ebene gelegene Kerne rot. Hermann. Vergr. 450/1.

Fig. 11. Nach einem Totalpräparat. Formol, Pikrokarmin. Vergr. 450/1.

Fig. 12. Nach einem Totalpräparat. Formol, Hämalaun. *a*, die Kerne des ventralen; *b*, die des dorsalen Plattenepithels der Unterlippe. Die Zahlen dienen der Vergleichung. Vergr. 450/1.

Fig. 13. Nerven und Chordazellen sowie Muskelabschnitte des Schwanzes nach einem Totalpräparat. Formolpikrokarmin.

Tafel XXX.

(Fig. 14—26 bis auf 18 und 19 *Oikopleura longicauda.* Vergr. 400/1.)

Fig. 14 *Ia—IX.* Die Zellgruppen des Rückenstranges aus dem Präparat der Fig. 13, geordnet *I—IX* nach den Muskelabschnitten, in denen sie liegen, *a* vorn, *b* hinten, das Vorderende jedes Stückes sieht nach rechts. Zahlen- und Buchstabenerklärung im Text.

Fig. 15. Drei aufeinander folgende Längsschnitte des Hauptcaudalganglion aus einer Frontalschnittserie des Schwanzes (Sagittalserie des Vorderkörpers), *a* dorsal, *c* ventral, *b* Darstellung der tiefer im Schnitt *a* (ventraler) gelegenen Kerne, die in *a* rot gegeben sind. Zahlen wie 14, das Vorderende sieht wie dort nach rechts. Sublimat, Hämalaun-Orange.

Fig. 16. Zweite Kerngruppe im Bereich des IV. Muskelabschnittes. Wie 15, doch sieht das Vorderende nach links. Sublimat, Hämalaun-Orange.

Fig. 17 *a—e.* Querschnitte des Rückenstranges mit Umgebung aus einer Querschnittserie. Gegend des zweiten motorischen Nervens. *s*, sensibler, *m*, motorischer Nerv. *a* als erster Schnitt gerechnet (zweiter bis vierter zeigen nichts Beachtliches), ist *b* der fünfte, *c* der sechste, *d* der siebente und *e* der achte Schnitt, dem der neunte bis 17. im wesentlichen gleichen. Vom Rathsche Pikrin-Platinchlor.-Osm.-Essigs. Holzessig.

Fig. 18. *Oikopleura cophocerca.* *a*, Kerngruppe 2 im Bereiche des ersten Muskelabschnittes, *b*, Kerngruppe 1 des zweiten Muskelabschnittes. Das Vorderende der Stücke sieht nach rechts. Formol, Pikrokarmin.

Fig. 19 *a—c.* *Stegosoma magnum*, die drei Zellgruppen des Rückenstranges im Bereich des IV. Muskelabschnittes. Vorderende der Stücke rechts. Alkohol, Pikrokarmin.

Fig. 20. *Oikopleura longicauda.* Die mediale Zellgruppe des äußeren Spiracularganges aus einem Sagittalschnitt des Vorderkörpers. Die Zahlen sind im Text erklärt. Die rot gegebenen Kerne gehören einer oberen optischen Ebene an. *ED*, Enddarm; *FZ*, Wimperzellen des Spiraculum; *Oik*, Oikoplasten. Pikrin-Sublimat-Eisessig, Hämalaun.

Fig. 21. Dieselbe Gruppe aus drei successiven Frontalschnitten des Vorderkörpers. Dorsalansichten der Schnitte. *a*, dorsal; *c*, ventral; die in *b* rotgezeichneten Kerne gehören einer tieferen, ventraleren, optischen Ebene an. Oben = vorn. Zahlen wie in 20. *E.D*, Enddarm; *Sp-G*, rechter äußerer Spiraculargang; *Ov*, Ovar. Pikrinsublimat-Eisessig, Hämalaun.

Fig. 22. Die Bindegewebszelle. *B*. *Ph*, Pharynx; *Oik*, Oikoplasten. Aus einem Frontalschnitt des Vorderkörpers. Pikrin-Sublimat-Eisessig. Hämalaun.

Fig. 23. Dieselbe Zelle (*B*) aus einem Querschnitt des Vorderkörpers. *Oik*, Oikoplasten; *Ph*, Pharynx; *En*, Endostyl. Pikrin-Sublimat-Osmium-Eisessig, Safranin.

Fig. 24. Querschnitt durch den Hauptteil des Endostyl. *dR*, Zelle der Dorsalreihe; *mR*, Zelle der mittleren; *vR*, der ventralen Reihe. Formol-Alaunkarmin.

Fig. 25. Sagittalschnitt des Endostyl nahe der Medianebene. Bezeichnung und Behandlung wie 24.

Fig. 26. Sagittalschnitt des Endostyl nahe der Medianebene, doch in umgekehrter Orientierung wie 25. *Fl*, Wimperzellen; *K*, Kopf; *S*, Schwanz des Endostyl; *v.R*, Zellen der ventralen Reihe. HERMANN.

Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes L.

Von

Dr. Jan Hirschler.

(Aus dem zoologischen Institut an der Lemberger Universität.)

Mit Tafel XXXI—XXXV und 15 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite.
Einleitung. 627
I. Technisches Verfahren 628
II. Historische Angaben über die Coleopterenembryologie 630
III. Differenzierung der Furchungsprodukte bis zur Entwicklung des Ectoderms und der Genitalanlage 631
IV. Blastokinese, äußere Segmentierung des Keimstreifens, Anlage und weitere Entwicklung der Extremitäten 652
V. Hüllenbildung, Entwicklung und Differenzierung des sogenannten unteren Blattes 676
VI. Differenzierung des Mesoderms, Entwicklung des Darmtractus und der Blutzellen 693
VII. Entwicklung der Blutgefäße 711
VIII. Entwicklung des Dorsalorgans und der Rückenabschluß 723
IX. Differenzierung der Önocyten 724
X. Verlagerung der Genitalzellen und Anlage der Geschlechtsdrüsen . . 726
XI. Einige Anmerkungen über Dotterzellen und Paracyten 730
XII. Zur Entwicklung des Nerven- und Tracheensystems 730
Literaturverzeichnis 734
Erklärung der Abbildungen 740

In den Jahren 1906 und 1907 sammelte ich während der Sommermonate an einigen Teichen bei Lwów (Lemberg) und Buczacz (Österreichisch-Podolien) ein reiches Material (etwa 12 000) von *Donacia*-Eiern, fast auf allen Entwicklungsstadien, mit der Absicht, die Ontogenie dieser Käferspecies zu studieren. Als ich schon einige Monate mit meinen Untersuchungen an dem nämlichen Material beschäftigt war und schon sogar einen Teil meiner Ergebnisse zum Druck vorbereitet hatte, erschien eine Arbeit Friederichs, die die Entwicklung derselben Käferspecies behandelt. Es könnte nun die Veröffentlichung nachfolgender Untersuchungen an demselben Objekt überflüssig erscheinen; trotzdem weigere ich mich nicht, die Resultate meiner Studien zu publizieren, wozu mich folgende Gründe nötigen: Erstens konnte ich angesichts meines reichen Materials, viele seitens Friederichs trefflich beschriebenen Entwicklungsvorgänge etwas genauer in allen ihren Einzelheiten durchforschen, was sich hauptsächlich auf die Entwicklung der Eihüllen, der Keimstreifsblastokinese und auf die Gastrulation bezieht; zweitens kam ich hinsichtlich mancher Vorgänge, wie vor allem der Mitteldarmentwicklung, zu ganz verschiedenen Resultaten wie Friederichs, wobei ich auch in bezug auf die theoretische Deutung mancher Prozesse, wie der Differenzierung des sog. unteren Blattes stark von seinen Anschauungen abweiche; drittens zog ich in Bereich meiner Untersuchungen die Entwicklung der äußeren Körpergestalt, der Körperextremitäten und auch einiger Organsysteme, wie des Blutsystems und teilweise des Nerven- und Tracheensystems, was Friederichs in seiner Arbeit unberücksichtigt gelassen hat. Obwohl uns heute über die Insektenembryologie eine sehr reiche Literatur vorliegt, wird dieses Forschungsgebiet, angesichts vieler ungenau erforschter Vorgänge, hauptsächlich aber angesichts vieler strittiger Probleme faktischer und theoretischer Natur, noch lange zu weiteren, zahlreichen Untersuchungen anspornen, deren Aufgabe es sein wird, die erwünschte Einigkeit in den strittigen Fragen herbeizuführen. Ich erlaube mir nun, die Hoffnung zu hegen, meine Untersuchungen würden vielleicht ein wenig zur Schlichtung der sich heute gegenseitig bekämpfenden Anschauungen beitragen.

Während meiner Untersuchungen befand ich mich oft in der angenehmen Lage, bei schwierigeren Problemen meinen hochverehrten Lehrer, Prof. Jósef Nusbaum, um Rat bitten zu können; wofür ich ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank abstatte.

I. Technisches Verfahren.

Die Kokons von *Donacia* brachte ich samt einem Stück Blatt, an welches sie angeklebt sind, unter die Lupe, wo ein jedes Ei mittels einer feinen Nadel angestochen wurde; danach löste ich den ganzen Kokon mit Hilfe eines scharfen Messers behutsam, um die Eier nicht zu verletzen, vom Blatte ab und warf ihn auf 2—3 Stunden in die Fixationsflüssigkeit. Als solche gebrauchte ich ausschließlich eine

Mischung von 3%iger wässeriger Salpertsäure und gesättigter, wässeriger Sublimatlösung à pari, die sich für die Fixierung sämtlicher Stadien sehr geeignet erwies und die ich schon während meiner Untersuchungen an Lepidoptereneiern ausprobiert habe. Hierauf passierten die Kokone eine Reihe von Alkoholen bis zum 90%igen Alkohol, wobei sie in einem jeden von ihnen 24 Stunden verweilten. Im 90%igen Alkohol wurden die Kokone teils in einige Stücke, von denen jedes acht bis zehn Eier enthielt, zertrennt, teils wurden aus ihnen die Eier herausgeschält und freigelegt. Die ersteren verwandte ich zur Anfertigung der Schnittserien, die freigelegten Eier aber zur Besichtigung der Keimstreifen in toto. Die Kokonstücke brachte ich danach auf 24 Stunden in eine 0,5%ige wässerige Thioninlösung, während ich von den herausgeschälten Eiern das Chorion mittels spitzer Nadeln entfernte und sie in dieselbe Farblösung auf 2 bis 3 Stunden oder in Boraxkarmin auf 24 Stunden einlegte. Die mit Thionin gefärbten Kokonstücke und Eier wurden später 24 Stunden in 96%igem Alkohol differenziert, wonach die Keimstreifen dunkelblau gefärbt erschienen, während der Dotter und die Eihüllen fast vollkommen die Farbe abgegeben haben. Dagegen die mit Boraxkarmin gefärbten Eier differenzierte ich 24 bis 48 Stunden in angesäuertem 96%igen Alkohol, nach welcher Frist der Dotter und die Eihüllen fast gänzlich entfärbt wurden, die Keimstreifen aber ihre dunkelrote Farbe beibehalten haben. So differenzierte und nach Passierung des absoluten Alkohols in Xylol untergebrachte Keimstreifen erwiesen sich zum Studium der äußeren Veränderungen, also des Segmentierungsvorganges und der Entwicklung der Extremitäten als vollkommen geeignet. Die differenzierten Kokonstücke, an denen man sich über die Lage und Alter der Keime orientieren konnte, wurden aus dem 96°igen Alkohol auf 24 Stunden in absoluten Alkohol, später auf dieselbe Zeit in Xylol eingelegt, wonach ich sie in eine gesättigte Lösung von Paraffin in Xylol auf 12 Stunden brachte. Hierauf verweilten letztere 1 bis 2 Stunden im Brutschrank in reinem Paraffin, wonach sie sich schnittfähig zeigten und in 5 bis 6 μ dicke Schnitte zerlegt wurden. Die erwähnte Schnittdicke erschien zum Studium der Entwicklungsvorgänge vollkommen zureichend, so daß man auf dünnere Schnitte verzichten konnte. Zur Färbung der Schnittserien, aus denen vorher das Thionin mittels 96%igem Alkohol entfernt wurde, gebrauchte ich Kernfarbstoffe, wie Delafieldsches Hämatoxylin und Hämatein, in einigen Fällen auch Hämalaun, die ich mit Fuchsin-Orange oder Eosin kombinierte. Als Tinktionsmittel wandte ich auch einige Male metachromatische Farbstoffe, wie Thionin und polychromes Methylenblau an, wonach die Schnitte, bei vollständigem Ausschluß des Alkohols, nicht in Balsam, sondern in Lävulose untergebracht wurden, erhielt aber mittels dieser Methoden keine besonders lehrreichen Bilder. In einigen Entwicklungsstadien gestalteten sich manche Entwicklungsvorgänge ziemlich kompliziert, so daß ich mich veranlaßt fühlte, von den betreffenden Keimstreifenregionen Wachsplattenrekonstruktionen anzufertigen, die mir erst einen genügenden Aufschluß über die topographischen Verhältnisse gegeben haben. Dies Verfahren erwies sich nötig beim Bezeichnen der Stelle, an welcher das die Kopfaorta aufbauende Cölomsäckchenpaar angelegt wird, wie auch bei den Untersuchungen über die Entwicklung der hinteren Amnionfalte.

II. Historische Angaben über die Coleopterenembryologie.

Eine der ersten Arbeiten auf dem Gebiete der Insektenembryologie, die die embryonale Entwicklung der Coleopteren betrifft, haben wir in den Untersuchungen KÖLLIKERS (1843), die an *Donacia*-Eiern angestellt wurden. Obwohl wir dieser Arbeit heute nur einen historischen Wert beilegen können, müssen wir dennoch den Scharfsinn bewundern, mit welchem dieser hervorragende Forscher, angesichts der damaligen, mangelhaft entwickelten Technik, über viele Entwicklungsvorgänge klar geworden ist. Im Jahre 1869 erscheint eine Arbeit MELNIKOWS, die sich auch auf die Entwicklung von *Donacia* bezieht. Dieser Forscher beschränkte seine Untersuchungen größtenteils auf die Veränderungen, die bei der Besichtigung des Eies in toto zu erkennen sind. MELNIKOW studierte die Entwicklung des sog. Blastoderms und schilderte, obwohl in groben Zügen, die Anlage und die Blastokinese des Keimstreifens zutreffend, während er über andre Vorgänge, wie die Anlage des Stomodäums und des Gehirns vielleicht nicht zur richtigen Auffassung gelangt ist. Die im Jahre 1871 veröffentlichten Untersuchungen KOWALEWSKYS, welche, wie allgemein bekannt, für die Insektenembryologie als bahnbrechend angesehen werden müssen, bringen uns eine Reihe wertvoller Angaben über die Ontogenie der Coleopteren, indem sie die Entwicklung von *Hydrophilus* behandeln. Hier wurde zuerst die Entwicklung des sog. unteren Blattes richtig als Gastrulationsvorgang gedeutet, hier wurde die sog. Zerreißungshypothese ausgesprochen, die uns die polare Lagerung des Entoderms deuten sollte; obwohl sich unsre Anschauungen über die Entwicklung dieses Keimblattes gewissermaßen stark mit der Zeit geändert haben, blieb doch ein Teil seiner Angaben unerschüttert, indem eine Reihe von Forschern polar gelegene Entodermanhäufungen bei verschiedenen

Insektengruppen nachweisen konnte. Weiter sind die Untersuchungen Heiders an *Hydrophilus*, Wheelers an *Doryphora*, Grabers an *Lina*, *Melolontha* und *Hydrophilus* und Tichomiroffs an *Calandra* zu nennen. Kurz darauf erschien eine Reihe von Arbeiten Nusbaums, die die Entwicklung von *Meloë* betreffen; hier müssen wir vor allem die primäre Segmentierung hervorheben, die dieser Forscher bei der erwähnten Species festgestellt hat, wie auch die Entdeckung des medianen Entodermstranges, welcher bislang unbekannt war. Danach folgen die Untersuchungen Petrunkewitschs an *Agelastica*, Lecaillons (1897) an *Lina*, *Clythra*, *Gastrophysa* und *Agelastica*, Deegeners an *Hydrophilus* und Czerskis an *Meloë*. Die drei zuletzt genannten Autoren schließen sich hinsichtlich der Mitteldarmentwicklung den betreffenden Angaben Heymons' an, welcher diesen Darmabschnitt, im Gegensatz zu allen früheren Untersuchungen, als ein ectodermales Produkt auffaßt, das sog. untere Blatt als Mesoderm und nur ausschließlich die Dotterzellen als Entoderm deutet. Bezüglich der zuletzt erwähnten Entwicklungsvorgänge schließt sich Friederichs den Angaben Lecaillons an. Neuerdings erschien eine Arbeit Salings, die die Entwicklung von *Tenebrio* behandelt und sich hauptsächlich mit der Differenzierung der Geschlechtsdrüsen befaßt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen erscheinen vielleicht etwas fragmentarisch, indem es diesem Autor nicht gelungen ist, die im siebenten Abdominalsegment gelegenen Geschlechtszellen mit voller Sicherheit auf die polar gelagerte Genitalanlage zurückzuführen. Zuletzt sei noch eine kleine, von mir veröffentlichte Arbeit erwähnt, die die Entwicklung des Subösophagealkörpers bei *Donacia* behandelt.

III. Differenzierung der Furchungsprodukte bis zur Entwicklung des Ectoderms und der Genitalanlage.

Das jüngste Stadium, woran ich meine Untersuchungen begonnen habe, ergab mir folgende Bilder: Im Eiinnern, weit von der Peripherie, findet man an Querschnitten einige Furchungskerne, die vollkommen unregelmäßig gegeneinander gelagert sind. Die Kerne erscheinen dunkel gefärbt und fast homogen, nur in manchen kann man einige Chromatingranula wahrnehmen; jeder von diesen Kernen besitzt ringsum einen ziemlich kleinen Plasmahof von rundlicher Kontur, welcher mit dem netzartig zwischen den Dotterkügelchen sich verbreitenden Plasma in Verbindung steht. Der Dotter ist in diesem Stadium aus rundlichen Kügelchen aufgebaut, die das ganze Eiinnere erfüllen und nur geringe Größenschwankungen zeigen. An der Eiperipherie erkennt man eine dotterlose, ziemlich dünne Plasmaschicht, das Weismannsche Keimhautblastem, welches mit dem intravitellinen Plasmanetz durch zahlreiche Plasmafortsätze zusammenhängt und an manchen Stellen größere periphere Plasmaansammlungen aufweist. Zur Lagebezeichnung der Furchungskerne eignen sich viel besser Sagittalschnittserien. Aus diesen ergibt sich, daß die Lagerung der Furchungskerne bei verschiedenen Eiern dieses Stadiums höchst variabel ist: In manchen Eiern sind sie auf das erste Eidrittel beschränkt, in andern dagegen reichen sie weiter nach hinten und liegen noch knapp vor der Eimitte; nun möchte ich nicht vollkommen den Angaben Friederichs' zustimmen, wenn er sagt, daß die ersten Furchungskerne regelmäßig im ersten Eidrittel zu liegen kommen. Es wäre zwar hier die Annahme möglich, wir hätten mit gewissen Altersschwankungen zu tun, die in späteren Stadien oft vorkommen; dies scheint mir aber in diesem Falle wenig wahrscheinlich angesichts dessen, daß in allen Eiern dieses Stadiums keine sichtbare Kernvermehrung eintritt, die auf Altersschwankungen hinweisen könnte. Wir haben es hier vielmehr mit individuellen Schwankungen zu tun, die mir gewissermaßen interessant erscheinen und auf die ich noch in den folgenden Kapiteln zurückkommen werde. An Sagittalschnitten erkennen wir auch, daß das Keimhautblastem nicht an der ganzen Eiperipherie von gleicher Dicke ist, sondern daß es an den Eipolen, hauptsächlich aber am hinteren Eipol, etwas mächtiger entwickelt ist, wie in der Äquatorialzone. Hinsichtlich der Kernteilungen kann ich nichts Neues hinzufügen. Die Kernteilungen sämtlicher Furchungskerne, die wir gleich in den nächst älteren Stadien oft beobachten können, kommen auf mitotischem Wege zustande und sind isochronisch mit kleinen Differenzen in den Teilungsphasen, was mit den Angaben andrer Autoren vollkommen übereinstimmt.

Das nächst ältere Stadium kennzeichnet sich durch eine bedeutendere Kernvermehrung, wobei auch eine Kernverlagerung stattfindet. An Sagittalschnitten aus diesem Stadium sehen wir, daß die Kerne eine weitere Strecke einnehmen wie vorher; man findet sie in der vorderen Eihälfte und auch in den vorderen Partien der hinteren, was auf eine Wanderung mancher von ihnen in der Richtung von vorn nach hinten hinweist. Ihr äußerer Habitus, sowie auch das Aussehen der perinucleären Plasmahöfe hat sich etwas geändert. In der vorderen Eihälfte erscheinen die Kerne etwas größer, auch ihr Plasmahof ist beträchtlich breiter geworden und besitzt gewöhnlich an seiner Peripherie einige Plasmaausläufer, die ihm eine sternartige Form geben. Etwas verschieden erscheinen die Kerne in den mehr hinteren

Regionen: Viele von ihnen haben hier keine rundliche, sondern eine birnförmige Gestalt, die hier und da sogar spindelartig sein kann; ihr Plasmahof entsendet in manchen Fällen gegen den vorderen Eipol einen ziemlich mächtigen Plasmafortsatz, wodurch der Kern samt Plasmahof wie ein kleiner Komet erscheinen. Dieses kometenartige Aussehen ist eben charakteristisch für wandernde Furchungskerne, was sich auch aus der embryonalen Entwicklung andrer Insekten ergibt. Querschnittserien aus diesem Stadium sind weniger belehrend; sie zeigen uns ähnlich dem vorher beschriebenen, jüngeren Stadium eine vollkommen unregelmäßige Verteilung der Zellelemente im Dotter.

Erst im nächsten Stadium läßt sich eine regelmäßigere Anordunng der Kerne wahrnehmen. Beim Durchmustern von Querschnitten sehen wir, daß eine gewisse Zahl von ihnen auf ihrem früheren Platze im Eiinneren verharrt, während andre näher gegen die Eiperipherie gewandert sind und in einer kleinen Entfernung vom Keimhautblastem zu liegen kommen. Denken wir uns an einem Querschnitte die gegen die Eioberfläche gewanderten Zellen durch eine Linie verbunden, so ergibt sich daraus ein Kreis, welcher mit der Eiperipherie konzentrisch ist. Der Bau der Kerne und Plasmahöfe bietet in diesem Stadium auch einige interessante Momente. Zwischen den im Eiinnern verharrenden Elementen, die gewöhnlich sternförmige Plasmahöfe besitzen, treten hier und da einige mit kometenartig geformten Plasmahöfen auf, wobei der Plasmafortsatz gegen das Eicentrum, der Kern aber gegen die Eiperipherie orientiert ist. Angesichts dieser Orientierung mancher Elemente, liegt die Vermutung nahe, wir hätten es hier mit Zellen zu tun, die eine Wanderung gegen die Eioberfläche antreten und dadurch die Zahl der mehr peripher gelegenen Zellen vergrößern. Die unter dem Keimhautblastem kreisartig angeordneten Zellen besitzen rundliche Kerne, ihre Plasmahöfe sind meistenteils noch sternförmig, nur manche von ihnen haben ihre frühere Gestalt eingebüßt und erscheinen abgerundet. In äußerst seltenen Fällen findet man hier auch noch Zellen mit kometenartigen Plasmahöfen, deren Längsachsen tangentiell zur Kreisperipherie verlaufen. Dieses seltene Auftreten von Zellen, mit kometenartigen Plasmahöfen, unter dem Keimhautblastem, erlaubt uns zu vermuten, daß sie nach vollzogener Wanderung unter das Keimhautblastem ihren migratorischen Charakter verlieren, indem ihre Plasmahöfe zuerst eine sternförmige und zuletzt eine abgerundete Kontur annehmen. Diese Verteilung sämtlicher Zellen in peripher und central gelagerte Elemente tritt in diesem Stadium am deutlichsten an Querschnitten, auf der Höhe der Äquatorialzone auf, während sie sich in der Richtung gegen beide Eipole allmählich verwischt.

An einem etwas älteren Stadium kann man leicht wahrnehmen, daß die Zahl sämtlicher Elemente sich vergrößert hat. Während nämlich vorher die peripher unter dem Keimhautblastem gelagerten Zellen nur in der Äquatorialzone anzutreffen waren, finden wir sie jetzt in den mehr vorderen und hinteren Regionen des Eies. Auch die central liegenden Zellen verbreiten sich bis in das letzte Eidrittel, und einige von ihnen reichen bis knapp unter das Keimhautblastem.

Mit dem nächsten Stadium beginnt die Bildung des sog. Blastoderms. Untersuchen wir Sagittalschnitte, so ergibt es sich, daß die peripheren Elemente in ihrer centrifugalen Wanderrichtung weiter voran rückten und in das Keimhautblastem eingedrungen sind. Diese Einwanderung in das Keimhautblastem kommt zuerst in der Äquatorialzone zustande und ist reger an der Ventralseite wie in der Dorsalgegend. Auch in den circumpolaren Regionen finden wir in der Nähe des Keimhautblastem viele Kerne gelagert, die sich ihm hauptsächlich von der Ventralseite dicht anschmiegen und unweit vom hinteren Eipol eine größere Zellenansammlung bilden. Die Wanderung der Zellen an die Eioberfläche dauert in den nächst älteren Stadien fort und verbreitet sich auf die ganze Ventralseite des Eies bis an beide Pole; während aber fast auf der ganzen Ventralseite die Kerne in einem gewissen Abstand voneinander zu liegen kommen, erscheinen sie am hinteren Eipol zu einem kleinen Haufen zusammengedrängt, der teils im Keimhautblastem eingebettet ist, teils aber in den Dotter hineinragt. Die Dorsalseite zeigt im Keimhautblastem verhältnismäßig weniger Kerne, äußerst spärlich sind sie in der Nähe der Pole, nur in der Äquatorialzone erscheinen sie reichlicher und liegen ebenso dicht wie an der Ventralseite. Sämtliche ins Keimhautblastem eingewanderte Elemente teilen sich nun äußerst rege in tangentialer Richtung zur Eioberfläche und bedecken sie allmählich immer dichter. Dadurch kommt es zum Aufbau eines peripheren Epithels, des sog. Blastoderms. Zuerst entwickelt es sich an der Ventralseite in der Äquatorialzone, später verbreitet es sich längs der Ventralseite bis an die beiden Pole und erscheint gleichzeitig auch in den seitlichen und dorsalen Partien der Äquatorialzone, zuletzt aber kommt es zum Vorschein an der Dorsalseite in der Nähe beider Pole.

Untersucht man den Vorgang, der zum Aufbau des Blastodermepithels führt, so können folgende Entwicklungsmomente wahrgenommen werden: Durch fortdauernde tangentiale Teilungen kommen die Blastodermkerne immer dichter nebeneinander zu liegen, gleichzeitig damit bildet sich rings um einen jeden ein größerer Plasmahof, der einerseits über das Niveau der Eioberfläche vorgewölbt erscheint, anderseits aber etwas in den Dotter hineinragt. Stoßen zwei Plasmahöfe eng aneinander, so entsteht zwischen ihnen eine Grenze, die seitliche Zellengrenze. — Erst später erscheint eine solche auch zwischen Dotter und den Plasmahöfen, wodurch jeder Plasmahof samt Kern allseitig begrenzt wird und das Aussehen einer echten Epithelzelle annimmt. Die Blastodermzellen besitzen zuerst eine größere Breite wie Höhe, erst allmählich werden beide Dimensionen ausgeglichen, so daß ein fertig entwickeltes Blastoderm aus kubischen Elementen aufgebaut ist.

Besichtigen wir ein Stadium mit vollkommen entwickeltem Blastoderm (Fig. 1 u. 2), so erkennt man am hinteren Eipol, etwas ventralwärts, eine kleine Zellenanhäufung, die aus größeren Elementen aufgebaut ist als das übrige Blastoderm. Diese Elemente erscheinen den normalen Blastodermzellen gegenüber auch etwas anders gefärbt, indem sie bei einer Doppelfärbung mit Hämatein-Fuchsin einen Stich ins Rote zeigen, während die Blastodermelemente gewöhnlich lila tingiert sind. Sowohl an Quer-, wie auch an Längsschnitten hat diese Zellenanhäufung die Form eines ovalen Gebildes, welches ein wenig über das Blastodermniveau erhoben ist, gegen den Dotter aber auch eine schwache Ausbuchtung zeigt. Bei der Besichtigung gefärbter Eier in toto, erscheint diese Zellenanhäufung, die, wie gleich gesagt sein mag, die Geschlechtsanlage vorstellt, als ein kleines, rundes, etwas vorgewölbtes Scheibchen, das auf seiner Oberfläche kleinere höckerartige Auftreibungen zeigt, die durch das größere Vorragen mancher Geschlechtszellen verursacht werden. Die gegenseitige Anordnung der Geschlechtszellen ist oft ganz unregelmäßig, manchmal aber erscheint die Geschlechtsanlage in ihrer mittleren Partie deutlich zweischichtig. In manchen Fällen liegen der Geschlechtsanlage von innen einige Dotterzellen an, die hier wahrscheinlich eine nutritive Funktion ausüben. Die Entwicklung dieser Geschlechtsanlage wird aus den vorher beschriebenen jüngeren Stadien ersichtlich. Wie vorher gesagt wurde, befindet sich am hinteren Eipol in einem jüngeren Stadium eine Zellenanhäufung, welche noch keine histologische Differenzierung zeigt. Erst nachdem die Blastodermbildung in der ventralen Partie zustande gekommen ist, rückt diese Zellenanhäufung an die Oberfläche und zeigt schon an manchen Präparaten eine kleine färbige Differenzierung, die aber erst nach vollendeter Blastodermbildung deutlich hervortritt.

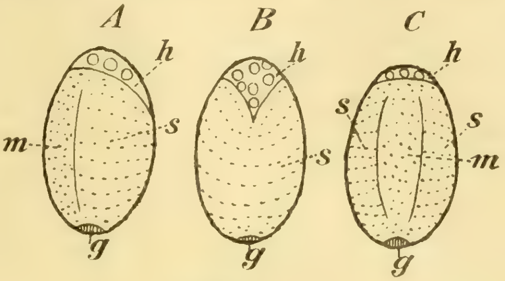
An einem Stadium, wo die sog. Blastodermbildung fertig ist, kann man nun dreierlei Elemente unterscheiden: Erstens das kubische, periphere Blastodermepithel mit rundlichen, noch immer ziemlich chromatinarmen Kernen, zweitens die intravitellin gelegenen Dotterzellen, die an Größe zunahmen und dunkle chromatinreiche Kerne besitzen, und drittens die Genitalzellen, die auf den hinteren Eipol beschränkt sind und uns in diesem Stadium die voluminösesten Elemente darstellen.

Vergleicht man die ersten Embryonalvorgänge bis zur sog. Blastodermbildung, so wie ich sie bei *Donacia* dargestellt habe, mit den dieselbe Embryonalphase bei derselben Käferspecies betreffenden Angaben andrer Autoren, so erkennt man leicht, daß sie in manchen Punkten miteinander übereinstimmen, in andern aber differieren. Hinsichtlich der Stelle, wo die Blastodermentwicklung zuerst zustande kommt, kann ich MELNIKOWS Darstellung zustimmen, indem wir beide die Ventralseite als diese angeben. Dagegen schildert FRIEDERICHS die Blastodermentwicklung folgendermaßen: »Die Furchungszellen besetzen die Pole und die in deren Nähe gelegenen Teile der Oberfläche etwas später als die übrigen. Dabei ist wiederum der vordere Pol dem hinteren etwas voraus und am vorderen Pol die Ventralseite der dorsalen.« Meine Darstellung stimmt also mit der FRIEDERICHSschen darin nicht überein, daß ich dieses späte Auftreten des Blastoderms in der Umgebung der Pole nur auf die Dorsalseite beschränke, nicht aber auf die ganzen circumpolaren Regionen ausdehne; auch scheint mir hinsichtlich der Blastodermentwicklung an den Eipolen eher der hintere Eipol ein wenig dem vorderen vorzueilen, wie umgekehrt, wenigstens tritt das deutlich an der Ventralseite hervor. Auch die Darstellung der Geschlechtsanlagedifferenzierung weicht bei FRIEDERICHS in manchen Punkten von meinen Angaben ab. So scheint nach der Schilderung FRIEDERICHS' die Genitalanlage durch Zellenwucherung im Bereiche des Blastoderms, recte Ectoderms zu entstehen, was sich aus folgenden Worten ergibt: »Durch fortdauernde Zellteilung in tangentialer Richtung entsteht das Blastoderm .... An der Ventralseite, unmittelbar seitlich von dem Pol, findet eine besonders lebhafte Zellvermehrung statt, so daß einzelne Zellen aus dem Blastodermverband heraus und ins Innere gedrängt werden.« ... »Die Zellvermehrung dauert an, und es entsteht ein starker Zellhaufen, der ins Innere vorragt.« Auf meine Untersuchungen gestützt, bin ich dagegen der Ansicht, daß die Geschlechtsanlage als histologisch differenzierter Zellenkomplex erscheint, ehe noch an der Dorsalseite, in der Nähe der Eipole, das Blastoderm vollkommen entwickelt ist. Ich halte es auch für sehr wahrscheinlich, daß die Geschlechtsanlage auf den Zellenhaufen zurückzuführen ist, welcher, wie aus dem früher Gesagten hervorgeht, an jüngeren Stadien in der Nähe des hinteren Eipoles unter dem Keimhautblastem liegt und hier noch keinen ausgeprägten Charakter besitzt. Ich kann mich daher nicht der Äußerung FRIEDERICHS' anschließen, wenn er sagt: »Die Geschlechtszellen von *Donacia* sind . . . ectodermalen Ursprungs.« Es scheint mir im Gegenteil vielmehr die Annahme berechtigt, daß die Geschlechtsanlage bei *Donacia* schon vor dem Erscheinen des Blastoderms an den Eipolen angedeutet und vor der Entwicklung desselben an der ganzen Eioberfläche schon als histologisch differenzierte Zellenanhäufung auftritt. Die Genitalzellen sind also ontogenetisch älter als die Keimblätter.

Hinsichtlich der morphologischen Deutung dieses sog. Blastulastadiums kann ich mich hier ganz kurz fassen, da ich Gelegenheit hatte, schon in meiner früheren Arbeit eingehender auf diese Frage einzugehen. Wie es sich nämlich aus HEYMONS' trefflichem Vergleich der Insektenontogenie mit den embryonalen Vorgängen bei Anneliden, Onychophoren und Myriopoden ergeben hat, stellt uns das sog. Blastulastadium schon eine Gastrula dar, an welcher das periphere Epithel als Ectoderm, die intravitellinen Elemente als Entoderm aufzufassen sind, zu denen sich noch bei manchen Formen die Genitalanlage gesellt. Alle neueren Arbeiten, wie die LECAILLONS und FRIEDERICHS', fassen die sog. Blastodermbildung auch mit HEYMONS als erste Gastrulaphase auf, während die Deutung der zweiten Gastrulationsphase meinerseits verschieden von der HEYMONSschen ist, worauf ich noch zurückkommen werde. Angesichts dieser Übereinstimmung hinsichtlich der ersten Gastrulationsphase, scheint es mir geeignet, an Stelle der alten Termini Blastoderm und Dotterzellen, die neueren Ectoderm und Entoderm zu setzen, wie ich sie auch in den folgenden Zeilen gebrauchen werde.

Ich gehe zur Schilderung der nächst folgenden Entwicklungsprozesse über. In älteren Stadien läßt sich bald nach vollendeter Ectodermentwicklung ein ziemlich interessanter Vorgang wahrnehmen, der FRIEDERICHS unbekannt blieb und der, wie sich das weiter zeigen wird, mir auch morphologisch wichtig erscheint. Wir sehen nämlich an Schnitten, daß das Ectodermepithel in der Mitte der Dorsalseite auf einer kurzen Strecke Degenerationsmerkmale zeigt. Aus dem Vergleich von Querschnittserien mit Sagittalschnittserien ergibt es sich, daß dieses Degenerationsfeld eine ovale Kontur besitzt, was auch die Besichtigung gefärbter Eier in toto bestätigt. Das sonst kubische Ectodermepithel erscheint im Degenerationsfelde etwas abgeflacht, das Zellenplasma ist hier beträchtlich dunkler tingiert, die Kerne haben an Größe etwas abgenommen und sind teils dunkel und homogen, teils ist ihr Chromatin zu einigen größeren Granula zusammengeballt, auch ist die Epithelgrenze gegen den Dotter verschwunden, wobei manche Epithelzellen lange Plasmafortsätze in denselben entsenden. An andern Präparaten konnte ich auch keine seitlichen Zellengrenzen mehr wahrnehmen, was einen Fortschritt in den Degenerationserscheinungen andeutet. Nachdem dieses ganze Degenerationsfeld vollkommen den Epithelcharakter verloren hat, stülpt es sich unter das Ectodermniveau ein, wie uns dies Fig. 6 zeigt. Das eingestülpte Degenerationsfeld, welches auf dieser Figur schon seitlich etwas von dem Ectoderm überwachsen ist, stellt sich uns als ein vollkommen unregelmäßiges, pfropfartiges Gebilde, welches gegen den Dotter viele, manchmal sehr lange Plasmaausläufer zeigt. Die degenerierenden Kerne liegen darin ohne jede Anordnung; hier und da dringen sie einzeln oder zu einigen zusammen in die Plasmaausläufer. Nach und nach schreitet die Überwachsung des eingestülpten Gebildes seitens des Ectoderms vorwärts, und das zuerst in der Umgebung der Einsenkung etwas veränderte (cylindrische) Epithel (Fig. 6) kehrt nach vollendetem Abschluß zu seinem früheren kubischen Bau zurück. Fig. 7 zeigt uns eben das nämliche Stadium. Die eingestülpte Zellenmasse hat sich hier zu einer Zellenschicht verwandelt, die sich zwischen Ectoderm und Dotter auf einer ziemlich weiten Strecke verbreitet. Die Kerne liegen entweder unregelmäßig oder stellenweise reihenartig; einige von ihnen sehen wir samt Plasma von der Schicht abgelöst und tiefer im Dotter versenkt. An älteren Stadien ist die ganze Schicht samt Kernen nicht mehr zu sehen; nur hier und da findet man noch einige Plasmaflocken und dunkle Granulationen, die als Zellen- und Kerntrümmer von dem gänzlich degenerierten Gebilde zurückgeblieben sind.

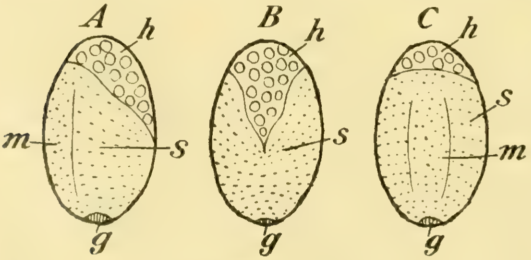
Gleichzeitig mit der Degeneration der eingestülpten Zellenmasse findet im Bereiche des Ectoderms eine Differenzierung statt, die zur Entwicklung der Keim- und Hüllenanlage führt. Kurz nach vollendeter Ectodermbildung und auch in etwas späteren Stadien, wo das Degenerationsfeld sichtbar wird, ist das gesamte periphere Epithel, mit Ausnahme der Geschlechtsanlage, aus gleichartigen Elementen aufgebaut; erst knapp nachdem das Degenerationsfeld eingestülpt und überwachsen wird, erkennt man eine kurze Strecke vor der Einstülpungsstelle, was nur an gefärbten, in toto besichtigten Eiern deutlich hervortritt, ein andres rundliches Feld, welches durch größere und weiter voneinander liegende Kerne vom übrigen Ectoderm differiert. Dieses Feld erweitert sich in älteren Stadien gegen den vorderen Eipol, je weiter nach vorn, desto breiter wird es, endlich kommen wir zu einem Stadium, wo es kappenartig den vorderen Eipol umgreift, nur aber ganz wenig auf die Ventralseite übergeht. Am übrigen Ectoderm sind an diesen Stadien keine deutlichen Veränderungen wahrzunehmen, obwohl seine Kerne oft etwas näher zusammengerückt erscheinen. Erst am nächstfolgenden Stadium, an welchem das genannte Feld ganz unbedeutend lateralwärts erweitert erscheint, kann man zu beiden Seiten des Eies, etwas ventralwärts, zwei schwach erhobene Wülste erkennen, die auf der Höhe der Äquatorialzone am besten zum Vorschein kommen, nach vorn aber und nach hinten immer undeutlicher werden, um in den circumpolaren Regionen vollkommen zu verschwinden. Dieses Stadium haben wir auf Fig. 65 abgebildet, schematisch ist es auch auf der Textfig. I dargestellt. Fig. 65 zeigt uns das Ei von seiner rechten Seite, während wir es auf der Textfigur I *A* von der linken sehen. Wir erkennen hier außer der Genitalanlage (Fig. 65) eine Zone mit größeren und weiter voneinander liegenden Kernen, die den vorderen Eipol umgreift und spitzig gegen die Mitte der Dorsalseite ausläuft (Textfig. I *B h*), eine zweite ventrale Zone, die bis fast an den vorderen Eipol reicht und von beiden Seiten durch die Wülste begrenzt wird (Textfig. I *A*, *C m*) und eine dritte Zone (*s*), die sich dorsal und lateral bis an die Wülste erstreckt, nach hinten aber ohne Grenze in die Ventralzone übergeht.



Textfig. I *A*—*C*.

Totalansicht des Eies kurz nach der Differenzierung des Hüllen- und Keimectoderms (schematisiert); *A*, von der linken Seite; *B*, von der Dorsal- und *C*, von der Ventralseite; *h*, Hüllenectoderm; *s*, Seitenplatte; *m*, Mittelplatte; *g*, Genitalanlage.

Wie sich aus dem Vergleich dieser Stadien mit etwas älteren, zu deren Beschreibung wir gleich herantreten werden, ergibt, haben wir schon hier im Bereiche des Ectoderms einige Zonen angedeutet, von denen uns die ventrale die sog. Mittelplatte darstellt, die dorsolaterale aber den späteren paarigen Seitenplatten entspricht, die derzeit noch sehr breit sind und längs der Dorsalseite ineinander übergehen, während die dorsopolar gelegene Zone als Hüllenanlage zu betrachten ist. Interessant ist nun an diesem Stadium das Größenverhältnis des Hüllenectoderms zum Keimectoderm, von denen das erstere auf eine ziemlich kleine Strecke beschränkt ist, dagegen das letztere den weit größeren Teil der Eioberfläche umfaßt. Ich möchte hier noch auf ein Moment aufmerksam machen, nämlich auf die histologische Differenzierung einzelner Zonen im Bereiche des Keimectoderms, die an Schnitten gar nicht hervortritt, dagegen beim Untersuchen gefärbter Eier in toto leicht zu erkennen ist. Wie nämlich das Hüllenectoderm dem Keimectoderm gegenüber durch seine größeren, weit voneinander liegenden Kerne different erscheint, so zeigt auch eine jede der Keimectodermzonen eine gewissermaßen specifische Anordnung der Zellkerne. In der Ventralzone, nämlich in ihrer mittleren Partie, sind die Kerne ganz unregelmäßig nebeneinander gelagert, nur in der Nähe der Eipole, wo die Grenze zwischen der Ventralzone und der Dorsolateralzone verwischt ist, besitzt die erstere ihre Kerne in quer gegen die Eilängsachse orientierte Reihen angeordnet. Die Dorsolateralzone zeigt eine sehr deutliche reihenartige Kernanordnung: In den seitlichen Regionen, auf der Höhe der Äquatorialgegend, verlaufen die Kernreihen parallel zur Längsachse, in den dorsalen Partien aber quer zur letzteren. Dasselbe sehen wir auch in den hinteren Partien der Dorsolateralzone, wo ihre Kernreihen in diese der Ventralzone übergehen und gürtelartig das Ei umgeben. Interessant erscheint auch die Kernanordnung rings um die Genitalanlage, wo beide vorher erwähnten Zonen miteinander verschmelzen. Hier sehen wir sowohl Längs- wie Querreihen, von Kernen, die senkrecht zueinander orientiert sind und sehr an die Kernanordnung im Bereiche des metanauplialen Ecto- und Mesoderms gewisser Crustaceen erinnern.



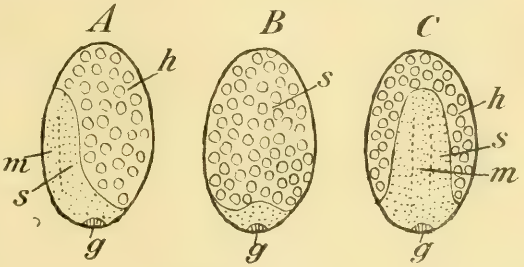
Textfig. II *A—C*.

Totalansicht des Eies auf einem etwas älteren Entwicklungsstadium wie auf Textfig. I (schematisiert). Die Buchstaben bedeuten dasselbe wie auf Textfig. I.

In einem älteren Stadium erkennt man im Bereiche des Ectoderms folgende Veränderungen, die uns Textfig. II erläutert: Das Hüllenectoderm ist im ganzen breiter geworden und reicht weiter auf die Ventralseite (*C h*); gleichzeitig hat es sich auch auf der Dorsalseite streifenartig gegen den hinteren Eipol erweitert und tiefer in die

Dorsolateralzone eingekeilt. Hand in Hand damit unterliegt sämtliches Keimectoderm einer Flächenbeschränkung. Die Mittelplatte (*m*) wird von dem vorderen Eipol zurückgedrängt; die Dorsolateralzone weicht von der Dorsalseite und liegt jetzt zu beiden Seiten des Eies. Durch die vorher erwähnte Einkeilung des Hüllenectoderms in die Dorsolateralzone erscheint die letztere in ihrer größeren vorderen Partie paarig. Es kam hier also zur Differenzierung der paarigen Seitenplatten (*l*, *l*). Die seitliche Verschiebung der Dorsolateralzone und die Entwicklung der Seitenplatten verursachte eine Verschmälerung der Mittelplatte. Die seitlichen Wülste liegen jetzt ganz ventral und sind nur in der mittleren Partie der Ventralzone deutlich erkennbar, wo sie uns jetzt etwas mächtiger erscheinen.

Besichtigen wir ein nächstfolgendes Stadium, so sehen wir das Hüllenectoderm noch einen größeren Teil der Eioberfläche einnehmen, während das Keimectoderm noch stärker reduziert erscheint. Das Verhältnis beider Ectodermpartien wird aus der Textfig. III ersichtlich. Das Hüllenectoderm umgreift jetzt den ganzen vorderen Eipol und reicht ventralwärts fast bis ans zweite Drittel der Ventralseite; gleichzeitig erstreckt es sich etwas über die ersten zwei Drittel der Dorsalseite und geht auf die lateralen Regionen des Eies über, die es größtenteils besetzt. Dagegen finden wir das Keimectodern nur in den zwei hinteren Dritteln der Ventralseite und etwas lateral, wobei es kappenartig auch den hinteren Eipol und ein wenig auch die Dorsalseite bedeckt. Im Bereiche des Keimectoderms wurden die Seitenplatten beträchtlich schmäler, auch konnte ich in diesem Stadium die Wülste nicht mehr deutlich erkennen; die Grenze zwischen der Mittelplatte und den Seitenplatten tritt hier in Form einer stumpfen Kante auf. Auch der histologische Charakter einzelner Zonen im Bereiche des Keimectoderms unterlag inzwischen bedeutenden Veränderungen. Die reihenartige Anordnung der Kerne in den Seitenplatten, wie wir sie am jüngeren Stadium (Fig. 65) sehen, ist undeutlich geworden; meistenteils sind die Kerne eng aneinander und unregelmäßig gelagert. Dasselbe kann auch



Textfig. III *A*—*C*.

Totalansicht des Eies auf einem älteren Stadium wie auf Textfig. II (schematisiert). Die Buchstaben bedeuten dasselbe wie auf Textfig. I u. II.

von der vorderen Partie der Mittelplatte und von der circumgenitalen Region gesagt werden.

Sämtliche Veränderungen in der gegenseitigen Lagerung beider Hauptectodermzonen, sowie der Zonen im Bereiche des Keimectoderms, habe ich meistenteils auf Grund meiner Untersuchungen an in toto besichtigten Eiern geschildert. Quer- und Längsschnitte, die ich durch die in Textfig. I und II dargestellten Stadien anfertigte, gaben nämlich hinsichtlich der gegenseitigen Zonenverhältnisse wenig Aufklärung angesichts dessen, daß die Ectodermzonen meist nur durch die gegenseitige, verschieden in verschiedenen Eiregionen stattfindende Lagerung der Kerne differenziert erscheinen, nicht aber deutliche Unterschiede in der Epitheldicke (die Wülste ausgenommen) zeigen. Lehrreich erscheinen erst Querschnittserien durch das in Textfig. III abgebildete Stadium, aus denen es sich ergibt, daß sämtliches Hüllenectoderm aus einem platten Epithel, die Seitenplatten aus einem cylindrischen, während die Mittelplatte und die circumgenitale Region aus einem kubischen aufgebaut ist. Eine nähere Beschreibung einzelner Ectodermzonen so wie sie an Schnitten aussehen, scheint mir überflüssig zu sein, angesichts dessen, daß sie seitens FRIEDERICHS eingehend und zutreffend geschildert und abgebildet wurden, während ihm die zwei nächst jüngeren Stadien (Textfig. I u. II), da er keine Untersuchungen an Eiern in toto anstellte, unbekannt blieben.

Es wäre hier noch am Platze, auf die Frage einzugehen, wie wir uns die starke Streckung des Hüllenectoderms und die allmähliche Schrumpfung des Keimectoderms vorstellen sollen. Es sind hier wahrscheinlich zwei Faktoren tätig: Einer von ihnen wirkt mechanisch, und er äußert sich einerseits in der Dehnung des Hüllenectoderms, anderseits in der Schrumpfung des Keimectoderms, die durch das platte Epithel des ersteren und durch das kubische und cylindrische des letzteren zutage treten; es ist aber leicht ersichtlich, daß Schrumpfung und Dehnung allein nicht imstande wären solche Verhältnisse zwischen dem Hüllen- und Keimectoderm herbeizuführen, wie wir sie im auf Textfig. III abgebildeten Stadium haben; es würde sonst eine viel größere Abplattung des ersteren stattfinden, während das letztere nicht nur cylindrisch, aber mehrschichtig geworden wäre; da aber beides nicht stattfindet, müssen wir angesichts dessen einen zweiten Faktor annehmen, welcher folgendermaßen aufzufassen ist: Während dieser sämtlichen Entwicklungsvorgänge kommt eine allmähliche fortschreitende Umdifferenzierung des Keimectoderms zugunsten des Hüllenectoderms zustande, was sich hauptsächlich durch das Zurückweichen der Keimanlage vom vorderen Eipol, sowie durch die Verschmälerung der Seitenplatten kennzeichnet. Schrumpfung und Dehnung einerseits und die Umdifferenzierung anderseits führen also, wie es uns scheint, zu einem Flächenverhältnis beider Hauptzonen, wie wir es zuletzt abgebildet haben (Textfig. III).

Um über die vorher bei *Donacia* geschilderten Vorgänge eine genauere Vorstellung zu gewinnen und über den morphologischen Wert mancher von ihnen klar zu werden, scheint es mir nötig, sie mit den entsprechenden Prozessen bei andern Insekten, hauptsächlich bei den Coleopteren, zu vergleichen. Wie aus den Untersuchungen aller andern Autoren hervorgeht, liegen bei den Coleopteren die Furchungskerne ganz unregelmäßig im Dotter verstreut und beschränken sich bei manchen Formen auf die erste Eihälfte, während sie bei andern die ganze Mitte des Dotters einnehmen. In diesem Stadium konnte man überall an der Eioberfläche ein Keimhautblastem wahrnehmen; so beschreibt es HEIDER bei *Hydrophilus*, WHEELER bei *Doryphora*, NUSBAUM bei *Meloe*, LECAILLON sah bei *Clythra* an der Peripherie »là une couche protoplasmique«. Kurz darauf kommt es, wie bekannt, zur Ectodermbildung, worin aber schon einzelne Formen voneinander abweichen: Bei *Hydrophilus* entwickelt sich nach HEIDER das Ectoderm zuerst am hinteren Eipole, wovon es sich zonenartig nach vorn ausbreitet, auch bei *Meloe* scheint es nach den Angaben NUSBAUMS zuerst in den hinteren Eiregionen zustande zu kommen, später aber erst in den vorderen; dagegen bei *Tenebrio* nach SALING, bei *Doryphora* nach WHEELER und bei einigen Chrysomeliden nach LECAILLON entwickelt es sich zuerst in der mittleren Eiregion und erst später an den Polen. LECAILLON beschreibt bei *Clythra* die Ectodermbildung folgendermaßen: »Le blastoderme ne se forme pas régulièrement sur toute la surface de l'œuf en même temps; il est complètement formé dans la région moyenne de l'œuf avant de l'être aux deux poles.« Wie es aus dem vorher Gesagten klar ist, stimmen nun die Angaben LECAILLONS am meisten mit den bei *Donacia* beobachteten Vorgängen überein. Aus der Zusammenstellung aller früher erwähnten Angaben ergibt es sich auch, daß wir bei den Coleopteren zwei Typen in der Entwicklung des Ectoderms zu unterscheiden haben, von denen der zweite auf Grund unsres heutigen Wissens mehr verbreitet erscheint, wie der erstere.

Gleichzeitig mit der Ectodermbildung kommt bei *Donacia* die Differenzierung der Genitalanlage zustande. Es fragt sich nun, wie es mit der Differenzierung dieser bei andern Insekten ist. Eine frühe Differenzierung von Zellen am hinteren Eipole wurde zuerst bei den

Musciden bekannt. Die erste Angabe darüber verdanken wir ROBIN (1862), welcher diese Zellen »globules polaires« nannte. Seine Angabe wurde später bei *Chironomus* und *Musca* von WEISMANN und bei Cecidomyidae von LEUCKART bestätigt, zu denen sich auch die Untersuchungen METSCHNIKOFFS, BALBIANIS und RITTERS gesellen; das frühe Auftreten der Polzellen wurde dann neuerdings von ESCHERICH und von NOACK bei *Calliphora* festgestellt. Ein frühes Auftreten von differenzierten Zellen in einem Stadium, wo das Ectoderm noch nicht vollkommen entwickelt ist, unterliegt also bei den Musciden keinem Zweifel, unklar ist aber noch bis auf den heutigen Tag ihre Natur; alle Forscher halten sie höchstwahrscheinlich für Genitalzellen, obwohl dies in keinem Falle sicher bewiesen wurde. Eine spätere, aber schon sichere Angabe über die frühe Differenzierung von Genitalzellen gibt uns HEYMONS für *Forficula.* Er beschreibt diesen Vorgang folgendermaßen: »Gleichzeitig mit der Bildung der Paracyten (— die gleich nach der Ectodermbildung erfolgt —) findet am hinteren Eipole die Bildung der Genitalanlage statt. Es schiebt sich dort eine größere Anzahl von Zellen in den Dotter ein, die zwar anfänglich noch nicht von den Blastodermzellen sich unterscheiden, aber bald durch ihre größer werdenden, hellen Kerne ein ganz charakteristisches Aussehen gewinnen: es sind die Geschlechtszellen.« Eine ähnliche Angabe gibt uns später LECAILLON für einige Coleopteren, wie *Clythra*, *Gastrophysa*, *Chrysomela* und *Lina,* während er bei *Agelastica* die Genitalzellen in einem frühen Stadium nicht gesehen hat. Sehr bemerkenswert sind seine Angaben für *Clythra*: »Je ne puis préciser le moment de leur apparition .... Le moment le plus precoce auquel je les ai vues correspond à un stade où il y a encore peu de cellules périphériques dans la région postérieure de l'œuf. Elles sont situées non exactement au pôle de l'œuf, mais à une petite distance de lui.« Nach erfolgter Ectodermbildung bezeichnet er die Lage der Genitalzellen: »... une groupe de cellules placées au pôle postérieur de l'œuf, entre le blastoderme et le vitellus ...« und charakterisiert wie folgt ihre histologischen Merkmale: »Elles sont par suite une forme polyëdrique. Leur protoplasma paraît plus colorable que celui des cellules blastodermiques et des cellules intravitelines.« Vergleichen wir die Angaben LECAILLONS für *Clythra* mit den meinigen für *Donacia*, so ergibt sich eine vollkommene Übereinstimmung, während wir beide die Differenzierung der Genitalanlage vor die Ectodermentwicklung verlegen. Nach der Darstellung FRIEDERICHS', der ich aber nicht zustimmen kann, wäre dagegen eher eine Ähnlichkeit mit den Differenzierungsvorgängen bei *Forficula* zu sehen. Obwohl nun einerseits die frühe

Differenzierung der Genitalanlage von manchen Autoren für einige Käferspecies festgestellt wurde, kann sie nicht für eine sämtlichen Coleopteren zukommende Eigenschaft aufgefaßt werden. Sie fehlt nämlich nach HEIDER bei *Hydrophilus*, nach WHEELER bei *Doryphora*, nach NUSBAUM bei *Meloe* und nach SALING bei *Tenebrio*. Trotzdem erlaube ich mir zu vermuten, daß man vielleicht bei den zwei letztgenannten Species früh angelegte Genitalzellen bei weiteren Untersuchungen finden wird. Meine Vermutung wird nämlich durch folgende Momente gestärkt: Bei *Meloe* konnte NUSBAUM in der Nähe des hinteren Eipoles, an einem Stadium mit vollkommen entwickeltem Ectoderm, eine größere Zellenanhäufung wahrnehmen, die mit dem peripheren Epithel sehr innig verbunden ist und die er als »accumulatio plasmatis et nucleorum in posteriore polo ovi« beschreibt. Es ist also sehr möglich, daß man in dieser Zellenanhäufung, bei weiterem Nachforschen, eben die Genitalanlage erkennen wird. Bei *Tenebrio* kommt auch am hinteren Keimstreifsende, an einem Stadium, wo die hintere Amnionfalte angelegt wird, eine etwas differenzierte Zellenanhäufung zum Vorschein, die SALING zwar mit der Genitalanlage andrer Käfer vergleicht, aber nicht vollkommen ihrer genitalen Natur sicher ist. Weitere Untersuchungen würden hier also auch sehr erwünscht sein.

Im Gegensatz zu den vorher genannten Insektenformen, die eine frühe Differenzierung der Genitalanlage aufweisen, sind uns außer *Hydrophilus* und *Doryphora* noch eine große Zahl von Species bekannt, bei denen die Geschlechtszellen erst auf einem älteren Entwicklungsstadium erscheinen. So konnte sie HEYMONS bei *Gryllus* erst nach erfolgter Keimstreifsbildung erkennen, während sie bei *Gryllotalpa*, *Periplaneta* und *Phyllodromia* erst gleichzeitig mit der Entwicklung des unteren Blattes auftreten. Ähnlich scheinen die Verhältnisse auch bei Hymenopteren und Lepidopteren zu liegen, obwohl bei den letzteren in einem Falle (bei *Vanessa antiopa*) WOODWORTH eine früh angelegte Genitalanhäufung wahrnehmen konnte. Auch bei den Apterygoten scheinen die Genitalzellen erst später angelegt zu werden. Nach den Angaben HEYMONS' finden wir sie bei *Lepisma* zuerst am hinteren Ende des jungen Keimstreifens, und bei *Anurida* treten sie nach den Untersuchungen CLAYPOLES auch spät auf: »Their appearance takes place at a comparatively late period of embryonic life.« Ähnlich gestalten sich auch die Verhältnisse bei den Myriopoden und Onychophoren, wo sie bei den letzteren nach den Beobachtungen SEDGWICKS und KENNELS erst im Bereiche des Mesoderms differenziert erscheinen.

Aus der vorherigen Zusammenstellung verschiedener Angaben ergibt sich folgendes: Bei allen phyletisch älteren Tracheaten (Onychophora, Myriopoda, Apterygota) scheint die Differenzierung der Genitalzellen in ein späteres Stadium verlegt zu sein, während sie bei manchen Pterygoten früh stattfindet. Am frühesten, denn vor vollendeter Ectodermentwicklung, kommt sie bei den Musciden, bei *Clythra* und nach meinen Untersuchungen bei *Donacia* zum Vorschein, während sie bei *Forficula* und wahrscheinlich bei andern Chrysomeliden erst nach erfolgter Ectodermbildung sichtbar wird. Eine ganz frühe Differenzierung der Genitalanlage fehlt auch den phyletisch ältesten Pterygoten, den Orthopteren. Angesichts dessen scheint mir der Schluß wahrscheinlich zu sein, daß die früh auftretende Genitalanlage eine Neuerwerbung phyletisch jüngerer Formen ist, die älteren Tracheatenformen (vielleicht mit Ausnahme von *Forficula*) nicht zukommt.

Ein zweites interessantes Moment in der *Donacia*-Entwicklung ist die an jüngeren Stadien zutage tretende, sehr umfangreiche Keimanlage — das Keimectoderm, welches zuerst fast die ganze Eioberfläche umgreift und erst später einer Reduktion unterliegt. Wie gestaltet sich nun die Keimanlage bei andern Insekten? Im großen und ganzen könnte man zwei Typen hinsichtlich der Keimanlage unterscheiden; nämlich Formen mit kleiner, ventral gelegener Keimanlage, die die Gestalt eines runden oder ovalen Schildchens besitzt und zweitens Formen mit großen Keimanlagen, die sich auf eine bedeutende Strecke der Eioberfläche verbreiten und sich gewöhnlich nicht nur auf die Ventralseite beschränken. Es wären also kurz gesagt kleinkeimige und großkeimige Formen zu unterscheiden, welche Bezeichnungen nicht mit den tany- und brachyblastischen Formen (Graber) zu verwechseln sind (durch die letztgenannten Termini versuchte nämlich Graber die Insektenkeimstreifen nach erfolgtem größten Längenwachstum zu systematisieren). Zu den kleinkeimigen Formen gehören unter den Pterygoten *Oecanthus* (Ayers), *Mantis* (Graber), *Stenobothrus* (Graber), dessen Keimscheibchen eine sehr eigentümliche Lage am vorderen Eipole aufweist, weiter *Gryllus* (Heymons), *Periplaneta* (Heymons), Lepidoptera (Tichomiroff, Graber, Hirschler), gewissermaßen auch *Melolontha* (Graber), *Hydrophilus* (Heider) und *Meloe* (Nusbaum), zwischen den *Apterygota*, *Lepisma* (Heymons) und wahrscheinlich auch *Machilis* (Heymons). Dagegen große Keimanlagen weisen folgende Insektenspecies auf: *Forficula* (Heymons), *Gryllotalpa* (Heymons), *Phyllodromia* (Cholodkovsky, Heymons), *Xiphidium* (Wheeler), *Chalicodoma* (Carrière), Muscidae (Weismann, Graber u. a.), *Doryphora* (Wheeler), *Clythra*, *Chrysomela*, *Agelastica*, *Gastrophysa*, *Lina* (alle von LECAILLON untersucht), gewissermaßen *Tenebrio* (SALING) und *Donacia*, zwischen den Apterygoten die *Apterygota anamnia* (LEMOINE, CLAYPOLE u. a.). Ein fast allgemeines Merkmal für alle großkeimigen Formen ist eine Zonenbildung im Bereiche des Keimectoderms, die sich in der Differenzierung einer Mittelplatte und zweier Seitenplatten erkennen läßt. Auf diese Zonenbildung machte als einer der ersten HEYMONS bei *Forficula* aufmerksam, und er äußert sich darüber folgendermaßen: » Bei einem 22 Tage alten Ei zeigte es sich, daß die zwei Längsseiten des Eies von cylindrischen Blastodermzellen eingenommen werden, die voneinander durch zwei Längsstreifen von kubischen Zellen ... getrennt sind. Die beiden verdickten ... Streifen entsprechen den späteren Seitenflächen des Embryo, welche somit ... isoliert voneinander angelegt werden und nur am Hinterende ... ineinander übergehen.« Weiter sagt HEYMONS: » Bemerkenswert ist hierbei die Größe der Embryonalanlage, die anfänglich annähernd die gesamte Eioberfläche umspannt und sich erst nach und nach an der Ventralseite zusammenzieht.« Obwohl es nun HEYMONS' Verdienst ist, die Beziehung der Keimzonen zur künftigen Keimstreifbildung erkannt zu haben, so ist nicht er, wohl aber WHEELER der erste, welcher uns an Querschnitten und an in toto dargestellten Eiern die Zonen im Bereiche des Keimectoderms demonstriert. WHEELER beschreibt ein junges *Doryphora*-Stadium folgendermaßen: »The first change visible in the blastoderm from the surface is the appearance of a pair of folds which arise on the middle of what is to be the ventral surface of the egg.« Zwischen diesen Wülsten unterscheidet er eine »ventral plate«, zu beiden Seiten des Eies zwei verdickte Zonen, die Seitenplatten. Von den Angaben neuerer Autoren sind für uns hauptsächlich die LECAILLONS wichtig, weil sie diese Entwicklungsphase eingehend und an einigen Objekten behandeln. Die diesbezügliche Äußerung LECAILLONS ist folgende: »... la coupe transversale represente ... trois bandes longitudinales de concentration cellulaire: une première bande située sur la ligne médiane ventrale, et deux autres bandes paralleles à la première ... Les deux bandes latérales ... occupent d'abord en effet de chaque côté une grande partie de la région ventrolatérale de l'embryon.« Auch bei *Chalicodoma*, wenn man die Abbildungen CARRIÈRES durchmustert, kann man gewissermaßen von einer Mittelplatte und zwei Lateralplatten sprechen, während sie bei den Musciden zu fehlen scheinen, obwohl letztere typisch großkeimige Formen sind. Ich möchte sogar vermuten, daß man in mancher Beziehung sogar bei *Hydrophilus* und bei *Meloe*, obwohl ich sie den kleinkeimigen Formen zugerechnet habe, Zonen im peripheren Ectoderm unterscheiden kann. So ist an den Heiderschen Querschnitten durch ein junges *Hydrophilus*-Stadium sicher eine Mittelplatte wahrzunehmen, auch an den Querschnitten, die Nusbaum abbildet, finden wir einen, der in der dorsalen Partie ein plattes, dagegen in der ganzen Ventralpartie ein kubisches Ectodermepithel aufweist; es liegt nun die Vermutung nahe, daß wir auch bei *Meloe* eine frühe Differenzierung in ein Hüllen- und Keimectoderm haben, von denen letzteres an jungen Stadien die ganze ventrale Eihälfte umgreift.

Die histologische Struktur des Hüllenectoderms und einzelner Zonen im Bereiche des Keimectoderms ist an Schnittserien bei verschiedenen Formen verschieden. So sind bei *Forficula* die Seitenplatten aus dickerem, die Mittelplatte aber aus dünnerem Epithel aufgebaut, ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei *Donacia*. Dagegen bei *Doryphora* und bei andern Chrysomeliden ist die Mittelplatte dicker, die Seitenplatten dünner. *Donacia* hat mit *Doryphora* die die Mittelplatte begrenzenden Wülste gemein, welche andern Formen zu fehlen scheinen. Ob bei der Besichtigung der Eier in toto auch bei andern Formen einzelne Zonen differenziert erscheinen, so wie ich dies bei *Donacia* gefunden habe, ist einstweilen wegen Mangel an entsprechenden Untersuchungen unbekannt; Wheeler bildet zwar ein Ei in toto ab, an welchem das Keimectoderm noch ziemlich breit ist, aber sein Bild stellt uns jedenfalls schon ein älteres Stadium vor, so wie ich es von *Donacia* auf Textfig. III abgebildet habe; an solchen Stadien ist aber, wie bekannt, schon beinahe nichts mehr von einer reihenartigen Kernanordnung zu sehen. Ein noch älteres Stadium wie Wheeler bildet Cholodkovsky von *Phyllodromia* ab, wo er in den Seitenplatten metamer hintereinander gelegene Bezirke unterscheidet, die eine konzentrische Kernanordnung aufweisen; ähnliche Bezirke fanden dann Wheeler bei *Xiphidium* und Carrière bei *Chalicodoma*, doch meine ich, daß sie mit der Kernanordnung an ganz jungen *Donacia*-Stadien nichts Gemeinsames haben, erstens, weil sie viel später auftreten, und zweitens, weil sie in einer engen Beziehung zur Extremitätenentwicklung stehen.

Fassen wir jetzt alles vorher Gesagte kurz zusammen, so ergibt sich zweierlei: Erstens, daß die Keimanlage vieler Pterygoten an jungen Stadien einen sehr großen Teil der Eioberfläche umgreift, so daß sie sich in extremen Fällen, wie bei *Forficula* und *Donacia*, fast über die ganze Eioberfläche erstreckt, zweitens, daß im Bereiche des Keimectoderms einige Zonen zu unterscheiden sind, die uns die Hauptbestandteile des künftigen Embryos andeuten. Wie sich dies nämlich aus den folgenden Kapiteln ergeben wird und wie es schon aus den Arbeiten mancher Autoren (Heymons, Lecaillon) ersichtlich ist, stellen uns die Seitenplatten das Ectoderm des definitiven Keimstreifs dar, während die Mittelplatte eingesenkt wird und somit das untere Blatt bildet. Es fragt sich nun, wie könnte vom phylogenetischen Standpunkte diese große Ausdehnung des Keimectoderms bei manchen Formen gedeutet werden; handelt es sich hier in der Ontogenie nicht gewissermaßen um eine Wiederholung dieser Zustände, die während der Phylogenese der Insekten nacheinander erfolgten. Ich erlaube mir, auf diese Frage bejahend zu antworten. Ich stelle mir nämlich die Sache folgendermaßen vor: Bei den Myriopoden und dei den *Apterygota anamnia* wird, wie bekannt, sämtliches periphere Ectoderm mit Ausnahme eines kleinen Bruchstückes, welches nach der Entwicklung des Dorsalorgans degeneriert, zur Haut der fertigen Form; mit der Zeit stellte sich aber im Bereiche des Ectoderms eine Differenzierung in ein Hüllen- und Keimectoderm ein; Hand in Hand wie das erste wuchs, verkleinerte sich das letztere so, daß es bei den phylogenetisch jüngsten Formen, wie es eben die Pterygota sind, bis auf eine kleine Scheibe oder einen Streifen zusammengeschmolzen ist. Diesen vermutlichen phyletischen Vorgang haben wir eben aufs deutlichste in der Ontogenie der großkeimigen Formen abgespiegelt, wo an jungen Stadien sich das Keimectoderm, wie bei den Myriopoden und Poduriden fast auf die ganze Eioberfläche erstreckt und sich erst allmählich während der weiteren Entwicklung bis auf eine kleine Fläche zurückzieht.

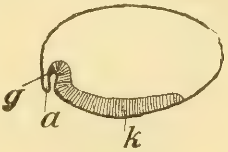
Auch das zweite Moment, das ist das Zustandekommen von Zonen im Bereiche des Keimectoderms, die uns Anlagen der Hauptbestandteile des fertigen Tieres vorstellen, scheint sehr wichtig zu sein, denn es erlaubt, bei den Insekten gewissermaßen organbestimmende Keimbezirke anzunehmen, wie sie sich bei so vielen andern Tiergruppen (Nematoden, Anneliden, Mollusken u. a.) schon im Blastulastadium erkennen lassen, wodurch die Entwicklung ersterer zur Ontogenie letzterer vielleicht in eine engere Beziehung gebracht wird.

Eine weitere Eigentümlichkeit der *Donacia*-Entwicklung ist das Zustandekommen eines Degenerationsfeldes, welches, wie schon vorher gesagt wurde, nach innen eingestülpt wird und im Dotter einer vollkommenen Degeneration unterliegt. Es fragt sich nun auch hier, wie diese Einstülpung vom morphologischen Standpunkt aufzufassen ist und ob man nicht durch den Vergleich mit ähnlichen Erscheinungen bei andern Arthropoden darüber gewissermaßen klar werden kann. Ich weise hier vor allem auf die Entwicklung der Onychophoren und Poduriden hin. Bei den ersteren treffen wir in der Dorsalgegend, etwas nach vorn verschoben, gewisse Gebilde, die uns aus den Arbeiten SEDGWICKS und WILLEYS unter dem Namen »ectodermal hump« und »trophic vesicle« bekannt sind; auch bei den Poduriden wurden seitens einiger Autoren (LEMOINE, CLAYPOLE, UZEL) nach vollkommener Ectodermentwicklung in der Dorsalgegend gewisse Ectodermverdickungen und Ectodermeinstülpungen (»organ precephalic«) beobachtet, denen vielleicht auch ähnliche Gebilde mancher Thysanuren (GRASSI: *Japyx*) zuzurechnen sind. WILLEY vergleicht alle diese Gebilde miteinander und entfaltet vor uns auf Grund dieser Zusammenstellung ein Bild ihrer phylogenetischen Entwicklung. Die trophische Funktion der »trophic vesicle« änderte sich durch neue Entwicklungsbedingungen und wurde in manchen Fällen eine echt excretorische (*Anurida*). Allen diesen Gebilden ist außer ihrer Lage auch dies gemein, daß sie nur kurzdauernd sind und in einem späteren Entwicklungsstadium unter das Ectodermniveau eingestülpt und im Dotter resorbiert werden. An die Erwägungen WILLEYS knüpft HEYMONS seine eignen an, indem er sagt, daß das in späteren Stadien degenerierende Ectoderm (Hüllenectoderm), welches bei den phyletisch älteren Formen nur auf einen kleinen Bezirk beschränkt ist, bei phyletisch jüngeren Formen sich allmählich auf einen viel größeren Teil der Eioberfläche verbreitete, wodurch es zur Ausbildung der Eihüllen kam, die nach ihrer Sprengung und nach Entwicklung des Dorsalorgans resorbiert werden. Diesen theoretischen Anschauungen WILLEYS und HEYMONS' stimme ich in ihren Hauptzügen zu, nur scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß die Degeneration des Hüllenectoderms bei den Pterygoten nicht ausschließlich in der Resorption des Dorsalorgans zutage tritt — sie kommt, um so zu sagen, nicht auf einmal, sondern teilweise in zwei zeitlich voneinander getrennten Raten zustande. Dafür sprechen eben meine Untersuchungen an *Donacia*. Hier degeneriert schon an einem jungen Stadium ein kleiner Teil des Ectoderms, welchen ich Degenerationsfeld nannte, und erst danach erstreckt sich das Hüllenectoderm auf einen großen Teil der Eioberfläche, um nach der Entwicklung des Dorsalorgans in einem viel älteren Entwicklungsstadium zum zweitenmal resorbiert zu werden. Im Erscheinen des Degenerationsfeldes haben wir aber einen Anklang an das »organ precephalic« der Poduriden (CLAYPOLE: *Anurida*, LEMOINE: *Smynthurus*, *Anurophorus*, UZEL: *Orchesella*). Hier und dort entwickelt sich an gleichalten Stadien in der Dorsalregion ein kleiner Ectodermbezirk, der später degeneriert. Ich halte nun beide Gebilde für gleichwertig. Angesichts dessen kann ich mich nicht den Anschauungen anschließen, daß das Dorsalorgan der Poduriden diesem der Pterygoten und Thysanuren (*Lepisma*) vollkommen gleichwertig ist. Ähnlich äußern sich auch KORSCHELT und HEIDER: »Da jedoch bei den Poduriden dies Dorsalorgan schon in den frühesten Stadien der Keimstreifsbildung zur Entwicklung kommt, so wird es zweifelhaft, ob wir dasselbe mit dem bei der Involution der Serosa sich entwickelnden Dorsalorgan der höheren Insekten vergleichen dürfen.« Als homolog könnten beide Gebilde nur im weiteren Sinne des Wortes betrachtet werden, indem beide ectodermaler Herkunft sind, da sie aber während der phylogenetischen Entwicklung der Insekten zeitlich voneinander getrennt erscheinen, und da sie zeitlich getrennt auch in der Ontogenie mancher Pterygoten (*Donacia*) zum Vorschein kommen, müssen sie meines Erachtens auseinander gehalten werden. In diesem Sinne könnten wir nun bei manchen Pterygoten zwei Dorsalorgane unterscheiden: Ein primäres, ein Homologon des »organ precephalic« der Poduriden und ein neu erworbenes, sekundäres, welches bei den jüngeren Apterygoten (*Machilis*) zuerst erscheint. Bei den jüngeren Apterygoten (*Machilis*, *Lepisma*) wurde, meines Wissens, ein »primäres Dorsalorgan« nicht nachgewiesen, da es aber hier vor allem zu erwarten ist, würden neue diesbezügliche Untersuchungen sehr erwünscht sein. Bei den Pterygoten konnte ich es als solches zuerst bei *Donacia* erkennen; dennoch scheinen mir derartige Gebilde auch aus der Entwicklung andrer beflügelter Insekten bekannt zu sein, obwohl ihnen ein ganz andrer morphologischer Wert beigelegt wurde. Hier meine ich die Ectodermeinstülpung, die uns SCHWANGART bei *Endromis* abbildet, vor allem aber eine ähnliches Organ, welches DICKEL bei *Apis* beschrieben hat. SCHWANGART weist bei *Endromis* auf eine Einstülpung, die dorsal, nach dem vorderen Eipol verschoben liegt und die mehr oder weniger an einem Stadium erscheint, welches dem *Donacia*-Stadium mit sichtbarem Degenerationsfeld entspricht; DICKEL sah auch eine ähnliche Einstülpung bei *Apis*, an einem ebenso jungen Stadium und an derselben Stelle wie SCHWANGART; während man aber aus den Abbildungen SCHWANGARTS wegen zu kleiner Vergrößerung keine genauere Vorstellung über den histologischen Charakter der eingestülpten Elemente gewinnen kann, machen die nämlichen an den Abbildungen DICKELS den Eindruck degenerierender Zellen, was sich durch vollkommenes Verschwinden der Zellengrenzen, durch unregelmäßige Lagerung der Kerne, endlich durch dunkle Tingierung und Homogeneität der letzteren kennzeichnet. Das eingestülpte Degenerationsfeld bei *Donacia* gleicht also sehr der Einstülpung bei *Apis*. Den Anschauungen beider Autoren, die diese Einstülpungen als Blastoporus deuten, könnte ich nicht zustimmen, worauf ich schon in meiner früheren Arbeit genauer eingegangen bin. Gegen die Auffassung SCHWANGARTS und DICKELS spricht eine ganze Reihe folgender Tatsachen, die uns aus der embryonalen Entwicklung sowohl der Wirbeltiere, wie auch der Wirbellosen bekannt sind: 1) Bei den meisten Wirbellosen (die Tunicaten ausgenommen) wird der Blastoporus auf derjenigen Seite des Eies angelegt, die uns die Ventralseite des zukünftigen Embryos darstellt; 2) bei allen Tieren (Wirbeltieren und Wirbellosen), die sich aus Keimstreifen oder Keimschildern entwickeln, ist der Blastoporus immer im Bereiche der letztgenannten Gebilde gelegen; 3) bei allen Tieren steht das Mesoderm, während seiner Differenzierung, in einer sehr engen Beziehung zum Blastoporusrande. Alle diese Merkmale, die für einen echten Blastoporus charakteristisch sind, scheinen aber den ectodermalen Einstülpungen bei *Endromis*, *Apis* und *Donacia* zu fehlen, denn sie erscheinen auf der Dorsalseite des Eies, in einer ziemlich weiten Entfernung von der Gegend, wo es zur Entwicklung des Keimstreifs kommt und treten nie mit dem Mesoderm in Berührung. Darum wäre eher die Annahme möglich, die Einstülpungen bei *Endromis* und *Apis* mit dem »primären Dorsalorgan« bei *Donacia* zusammen zu stellen. Wir hätten es somit mit einer weiter verbreiteten Erscheinung zu tun.

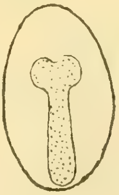
IV. Blastokinese, äußere Segmentierung des Keimstreifens, Anlage und weitere Entwicklung der Extremitäten.

An die im dritten Kapitel beschriebenen Vorgänge schließen sich eng in nächstälteren Stadien weitere Entwicklungsprozesse an, nämlich die Differenzierung des sog. unteren Blattes; da wir aber während der Schilderung einzelner Phasen dieses Vorganges immer die derzeitige Lage des Keimstreifens in Betracht ziehen werden müssen, scheint es mir geeigneter, zuerst die Lageveränderungen, welche der Keimstreif durchmacht, vorzustellen. Auch die Hüllenbildung, die, wie bekannt, innig mit den ersten blastokinetischen Umlagerungen verbunden ist, werde ich eingehend erst im nächsten Kapitel behandeln angesichts dessen, daß sie am besten an Schnitten zu verfolgen ist, die uns zugleich auch über den Gastrulationsvorgang Aufschluß geben.

Die Keimanlage, wie wir sie in Textfig. III abgebildet haben, erstreckt sich auf die zwei letzten Drittel der Ventralseite des Eies und umgreift kappenartig den hinteren Eipol; von der Ventralseite gesehen, hat sie eine ovale Kontur, wobei ihr Vorderende schmäler als die mittleren und hinteren Regionen erscheint. An einem etwas älteren Stadium behält sie noch ihren ovalen Umriß, hat sich aber im ganzen verschmälert und in die Länge gestreckt, so daß ihr Vorderende jetzt bedeutend näher dem vorderen Eipol zu liegen kommt, wie vorher. Gleichzeitig läßt sich von der Ventralseite am hinteren Eipol eine halbmondförmige Einstülpung wahrnehmen, die von hinten durch eine Falte begrenzt wird. In dieser Falte erkennen wir die hintere Amnionfalte, während die Einstülpung uns die künftige Amnionhöhle andeutet. Es wird somit an diesem Stadium zuerst genau das hintere Ende des künftigen Keimstreifens begrenzt, welches bis auf den Grund der Einstülpung reicht, wodurch die ganze streifenförmige Keimanlage hinten ein wenig in den Dotter eingekrümmt erscheint. Textfig. IV zeigt uns einen Sagittalschnitt durch dieses Stadium. Allmählich verwandelt sich die Keimanlage in einen typischen Keimstreifen. Sie verliert ihre ovale Kontur und wird an ihrem Vorderende ebenso breit wie in den mittleren Regionen. An andern Eiern, die demselben Kokon entstammen, wie das zuletzt beschriebene Stadium, die aber in ihrer Entwicklung etwas weiter vorgeschritten erscheinen, übertrifft das Vorderende an Breite alle übrigen Regionen des jungen Keimstreifens und bildet dadurch die Anlage für die künftigen Kopflappen. Ein noch älteres Stadium zeigt uns schon einen typisch entwickelten Keimstreifen. Er erstreckt sich längs der Ventralseite, sein Vorderende reicht bis in die Nähe des vorderen Eipoles, während sein Hinterende noch tiefer in den Dotter eingekrümmt ist, wie vorher. Am Vorderende erkennt man deutlich die paarigen Kopflappen, zwischen welchen eine seichte, median liegende Einkerbung wahrzunehmen ist. Sonst erscheint der Keimstreif in sämtlichen Regionen gleich breit und vollkommen unsegmentiert. An diesem Stadium hat sich auch schon die vordere und die seitliche Amnionfalte entwickelt, die samt der hinteren Amnionfalte aufeinander zuwachsen. Dieses Stadium haben wir in Textfig. V abgebildet (die Amnionfalten wurden hier nicht angedeutet).



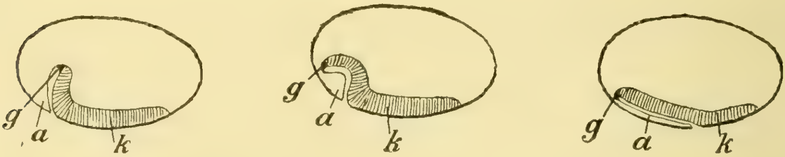
Textfig. IV.
Schematisierter Medianschnitt durch ein *Donacia*-Ei; *k*, Keimstreif; *a*, Amnionfalte; *g*, Genitalanlage.



Textfig. V.
Schematisierte Totalansicht des Eies von der Ventralseite; das punktierte Feld stellt uns den dimerischen Keimstreifen dar.

Die nächstfolgende Segmentierung einstweilen beiseite lassend, wenden wir jetzt unsre Aufmerksamkeit den Krümmungen und Lageveränderungen zu, die der Keimstreifen während seiner weiteren

Entwicklung durchmacht: Während an dem zuletzt beschriebenen Stadium nur sein äußerstes Hinterende in den Dotter eingekrümmt erscheint, sehen wir an einem älteren Stadium (Fig. 54) schon einen ziemlich beträchtlichen Teil in den Dotter versenkt, wobei der Keimstreifen eine knieartige Biegung zeigt. Die ersten drei Viertel des Keimstreifens liegen hier ganz oberflächlich auf dem Dotter, und die Entfernung des Kopfendes vom vorderen Eipol blieb unverändert. Kurz darauf folgen an älteren Stadien Lageveränderungen, die aber nicht bei allen Eiern gleichmäßig verlaufen, sondern zwei Krümmungsmodi erkennen lassen, zwischen denen, bei der Besichtigung von vielen Eiern aus dem nämlichen Stadium, verschiedene Übergänge ziemlich leicht aufzufinden sind. Es liege zwar hier die Annahme nahe, wir hätten es vielleicht mit Altersschwankungen zu tun; dies scheint mir aber angesichts eines zahlreichen Vergleichsmaterials, das mir zur Verfügung stand, wenig wahrscheinlich; ich bin vielmehr geneigt, diese verschiedenen Keimstreifenstellungen eher als individuelle, blastokinetische Varianten zu betrachten, wie sie übrigens auch aus der Ontogenie andrer Insekten bekannt sind. Bei einer gewissen Zahl von Eiern zeigt der hintere, in den Dotter versenkte Keimstreifsabschnitt eine fast senkrechte Stellung zum übrigen, weit größeren oberflächlich gelegenen Keimstreifsteil (Textfig. VI); an andern Eiern erscheint dagegen der ganze Keimstreif fast gerade gestreckt, wobei sein Hinterende nur seicht in den Dotter versenkt ist (Textfig. VIII); bei noch andern Eiern konnte ich eine sehr interessante Keimstreifstellung wahrnehmen (Textfig. VII); der hintere in den Dotter versenkte Keimabschnitt erscheint hier wie gebrochen; wir unterscheiden hier einen senkrecht zur Eioberfläche orientierten Abschnitt und einen zweiten distalen, der etwa parallel zu ihr zu liegen kommt. Eine ganze Zahl andrer Übergangsstellungen unerwähnt lassend, möchte ich den zuletzt beschriebenen Krümmungsmodus auch als eine Übergangsform zwischen dem Modus in Textfig. VI und Textfig. VIII auffassen. Wir sehen in der parallelen Stellung des



Textfig. VI. Textfig. VII. Textfig. VIII.

Schematisierte Medianschnitte durch *Donacia*-Eier; *k*, Keimstreif; *a*, hintere Amnionfalte; *g*, Genitalanlage.

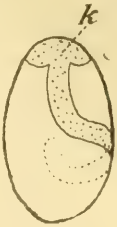
distalen Keimstreifendes eine Neigung, sich auf die Dotteroberfläche zu begeben, wie das beim Krümmungsmodus Textfig. VIII Platz hat, nur muß der Keimstreifen in manchen Fällen auf Widerstände seitens des Dotters treffen, die eine Streckung entweder ganz unmöglich machen (Textfig. VI) oder sie nur unvollkommen (Textfig. VIII) erscheinen lassen. Ähnlich erklärt diese Stellungsvarianten Heymons, die er an den Keimstreifen von Odonaten und Ephemeriden wahrgenommen hat.

An einem älteren Stadium konnte ich an allen von mir besichtigten Eiern den Anfang einer typischen Dorsalkrümmung wahrnehmen. Dieses Stadium haben wir auf Fig. 55 abgebildet. Ein etwas größerer Keimstreifsabschnitt wie vorher ist hier in den Dotter versenkt und gegen die Dorsalseite und nach vorn gekrümmt. Die Entfernung des Kopfendes vom vorderen Eipol hat sich etwas vergrößert, der gesamte Keimstreif erscheint etwas gegen den hinteren Eipol verschoben. Es fragt sich nun, in welcher Beziehung sich das letztgenannte Stadium zu dem nächst jüngeren, an welchem wir einige Krümmungsmodi unterscheiden konnten, befindet. Der Übergang vom Stadium, welches uns die Textfig. VI darstellt, in das auf Fig. 55 abgebildete Stadium kommt dadurch zustande, daß sich das senkrecht gegen die Ventralseite orientierte Hinterende bogenartig krümmt und etwas gegen den vorderen Eipol wendet; beim Stadium in Textfig. VII krümmt sich der parallel zur Ventralseite gelegene hintere Abschnitt gegen die Dorsalseite und macht später dieselbe Wendung wie beim Übergang aus diesem Stadium auf Textfig. VI in das Stadium auf Fig. 55. Beim Übergange aus dem Stadium auf Textfig. VIII ins Stadium auf Fig. 55 kommt es dagegen zu einer neuen Dorsalkrümmung, die mit der früheren Krümmung nichts Gemeinsames hat. So scheint die Sache auch Friederichs aufzufassen, dem nur das in Textfig. VIII abgebildete Stadium bekannt war, während er von andern blastokinetischen Varianten gar nichts erwähnt. Es muß somit hier Nachdruck darauf gelegt werden, daß wir bei manchen *Donacia*-Keimstreifen, wie sich dies aus meinen Untersuchungen ergibt, nur eine Dorsalkrümmung wahrnehmen (Übergang aus dem Stadium auf Textfig. VI in dieses auf Fig. 55), während wir an andern gewissermaßen zwei Dorsalkrümmungen unterscheiden können: Nämlich die erste, die mit der Entwicklung der hinteren Amnionfalte innig verbunden ist, und eine zweite, die nach dem Abschluß der Amnionfalten von neuem entsteht. Letzteres ergibt sich aus Friederichs' und meinen Figuren und bildet eine ziemlich interessante Eigentümlichkeit der *Donacia*-Entwicklung.

Am nächsten Stadium auf Fig. 56 fällt uns vor allem ein Längenwachstum des Keimstreifens auf, das sich in der Annäherung des Kopfendes zum vorderen Eipol kennzeichnet; gleichzeitig damit begibt sich das immers gelegene Hinterende, einstweilen teilweise, auf die Dotteroberfläche; das distale Ende liegt schon auf Fig. 56 oberflächlich auf dem Dotter, während die proximalen Partien noch seicht im Dotter versenkt erscheinen. Dagegen konnte ich an andern Eiern gleichen Alters andre Verhältnisse wahrnehmen, indem hier eben die proximalen Partien schon ganz oberflächlich am hinteren Eipol liegen, während der dorsalwärts gekrümmte Endabschnitt noch eine immerse Lagerung aufweist. Es scheinen also auch während dieser Blastokinesephase individuelle Differenzen stattzufinden.

Das nächst ältere Stadium (Fig. 57) zeigt uns einen weiteren Fortschritt im Längenwachstum des Keimstreifens. Sein Vorderende erscheint etwas dorsalwärts eingebogen und befindet sich jetzt ganz am vorderen Eipol. Der gesamte Keimstreifen liegt schon oberflächlich, und der dorsalwärts eingekrümmte hintere Abschnitt hat sich näher gegen den vorderen Eipol vorgeschoben.

Wir kommen nun zum Stadium, welches uns Fig. 58 darstellt; hier erreicht der Keimstreifen das Maximum seiner Dorsalkrümmung, das Hinterende ist weit auf die Dorsalseite eingeschlagen und ragt fast bis an deren Mitte, das Kopfende erstreckt sich über den ganzen vorderen Eipol. Es ist leicht zu erkennen, daß die Kopflappen sich bedeutend vergrößert haben und sogar eine kurze Strecke auf die Dorsalseite übergreifen. Außer der eigentlichen Dorsalkrümmung können wir am distalen Hinterende noch eine andre Biegung wahrnehmen: Der hinterste Körperabschnitt erscheint wiederum ein wenig immers, wobei sein äußerstes Ende senkrecht gegen die Dorsalseite in den Dotter eingekrümmt ist. Sowohl am Kopfende, wie auch am Hinterende kam es schon, wie das aus der Fig. 58 ersichtlich ist, zur Entwicklung der Mund- und Analeinstülpung. An den blastokinetischen Entwicklungsphasen, an welchen die Dorsalkrümmung in ihr Maximum übergeht, kann man auch in den Keimstellungen viele Varianten unterscheiden. Friederichs gibt uns aus diesen Stadien vier Lagevarianten an, die ich bei meinen Untersuchungen auch auffinden konnte und die uns folgende Keimstreifenstellungen zeigen: Bei einer kleinen Zahl von Eiern deckt sich die Medianebene der letzten mit dieser ihrer Keimstreifen. Dagegen bildet in den meisten Fällen die Ei- und Keimstreifenlängsachse einen Winkel, wobei das Kopfende des Embryos entweder links oder rechts von der ersteren zu liegen kommt. Als vierter Variant wäre die Stellung zu erwähnen, die sich durch einen schlängelartigen Verlauf des Keimstreifens auszeichnet, wie dies uns Fig. 53 (obwohl dies noch kein typischer Fall ist) zeigt. Außer diesen vier Lagevarianten konnte ich noch in zwei Fällen einen fünften wahrnehmen, der in Textfig. IX dargestellt ist: Hier läßt der Keimstreifen den hinteren Eipol ganz unberührt und geht nach links auf die Dorsalseite des Eies über. Es ist aber fast sicher nicht ausgeschlossen, daß bei weiteren Untersuchungen noch andre Lagevarianten aufzufinden wären.



Textfig. IX.

Schematisierte Totalansicht des Eies von der Ventralseite; der punktierte Keimstreif weist eine anormale Dorsalkrümmung auf; die punktierte Linie bezeichnet das auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagene Keimstreifenende.

In der Dorsalkrümmung verharrt der *Donacia*-Keimstreifen eine ziemlich geraume Zeit, hier kommt es nämlich, wie wir dies eingehender aus den folgenden Zeilen erfahren werden, zur Entwicklung der definitiven Körpersegmentierung, zur Extremitätenanlage und zur Ausbildung mancher inneren Organsysteme (Nervensystem, Trachealsystem u. a.). Von der Dorsalkrümmung geht der Embryo allmählich in eine Lage über, wo er gerade gestreckt erscheint. Die Lageveränderung kommt dadurch zustande, daß sich der Keimstreifen immer mehr und mehr zusammenzieht und verkürzt, wobei das dorsal eingekrümmte Hinterende jetzt denselben Weg wie vorher, nur in entgegengesetzter Richtung (zurück), macht, bis es am hinteren Eipol zu liegen kommt. Einen Embryo, bei welchem das Hinterende im Rückzug von der Dorsalseite begriffen ist, stellt uns Fig. 12 dar, während wir in Fig. 62 einen freigelegten, schon vollkommen gerade gestreckten Keimstreifen abgebildet haben. Gleichzeitig mit dem Rückzuge des Hinterendes verläßt auch das Kopfende den vorderen Eipol und verschiebt sich ein wenig nach hinten, so daß der Keimstreifen nach Erlangung seiner maximalen Verkürzung etwas vom vorderen Eipol entfernt ist, während er dem hinteren dicht anliegt. Der gerade gestreckte Keimstreifen geht danach an älteren Entwicklungsstadien, nach vollzogenem Rückenabschluß, in die Ventralkrümmung über, die dadurch zustande kommt, daß sich die letzten drei Körpersegmente auf die Ventralseite des Embryos umschlagen. Es findet somit bei *Donacia* eine sehr unvollkommene Ventralkrümmung statt, die auch unter dem Namen Caudalkrümmung bekannt ist. Im Gegensatz zur Dorsalkrümmung, die, wie gesagt wurde, viele Lagevarianten erkennen läßt, vollzieht sich die Umlagerung aus der ersten in die Caudalkrümmung bei allen Embryonen auf dieselbe Weise.

Vergleichen wir die Keimumlagerungen bei *Donacia* mit der Blastokinese andrer Coleopteren, so läßt sich in dieser Insektengruppe eine große Verschiedenheit im Zustandekommen und in der Ausbildung einzelner Krümmungen feststellen. Die größte Ähnlichkeit mit *Donacia* zeigt die ihr nahe verwandte *Lina*, deren Blastokinese in vielen Abbildungen seitens Graber sehr genau dargestellt wurde. Dennoch kann man beim Vergleich der Blastokinese dieser beiden Species eine große Zahl von Differenzen wahrnehmen, die sich vor allem in den jüngeren Entwicklungsstadien zeigen. Die Dorsalkrümmung wird bei *Lina* dadurch eingeleitet, daß sich sowohl das Kopfende, wie auch das Hinterende in den Dotter einsenkt, ein Verhalten, welches in bezug auf die Stellung des Kopfendes bei *Donacia* nicht vorkommt. Erst später, nach fortgeschrittenem Längenwachstum des *Lina*-Keimstreifens, liegen sowohl das Kopf- wie auch das Hinterende oberflächlich, während sich indessen das letztere auf die Dorsalseite einkrümmte und bis in die Nähe des vorderen Eipoles reicht. In extremen Fällen »bildet der Keimstreifen rings um den Dotter einen fast geschlossenen Kreis«. Wir sehen also, daß die Dorsalkrümmung bei *Lina* viel stärker ausgeprägt erscheint wie bei *Donacia*. Bei *Donacia* geht der Keimstreifen, wie bekannt, aus der Dorsalkrümmung in die Caudalkrümmung über, welch letztere *Lina* vollkommen fehlt, indem der Embryo bis zum Ausschlüpfen gerade gestreckt erscheint. Im Gegensatz zu den stark entwickelten Dorsalkrümmungen von *Donacia* und *Lina* ist sie bei andern Coleopteren nur ganz schwach angedeutet, oder sie entbehren ihrer ganz. So sind die Keimstreifen von *Hydrophilus* (Heider, Graber) und von *Melolontha* (Graber) nur ganz unbedeutend auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagen, und bei *Meloe* (Nusbaum) erscheint der Keimstreifen bei seiner größten Länge auch nur wenig über den hinteren Eipol eingekrümmt. *Meloe* fehlt dabei auch vollkommen jede Ventralkrümmung. Wir können somit unter den Coleopteren in bezug auf ihre Blastokinese drei Typen unterscheiden: Einen ersten mit gut entwickelter Dorsal- und Caudalkrümmung (*Donacia*), einen zweiten mit starker Dorsal- und ohne Caudalkrümmung (*Lina*, *Doryphora*), einen dritten mit schwacher Dorsalkrümmung (*Melolontha*, *Hydrophilus*) und ohne Ventralkrümmung (*Meloe*). Wir finden nun zwischen den Coleopteren, um die Graberschen Bezeichnungen zu benützen, brchy- und tanyblastische Species, die durch Übergangsformen überbrückt werden.

Eine ähnliche Verschiedenheit in der Blastokinese zeigen uns auch andre Insektengruppen, vor allem die Orthopteren. So ist die Blastokinese von *Gryllus*, aber hauptsächlich von *Gryllotolpa*, dieser bei *Donacia* ähnlich, während die Blastokinese von *Phyllodromia*, *Ectobia* und *Mantis* eher mit den nämlichen Vorgängen bei *Melolontha* zu vergleichen wäre. So gehören auch unter den Odonaten manche zu den Kurzkeimern, während andre, wie wir dies aus den Untersuchungen HEYMONS' wissen, ausgesprochen tanyblastische Formen sind. Im Gegensatze zu dieser Verschiedenheit in der Blastokinese bei den Coleopteren und Orthopteren zeigen die phylogenetisch jüngeren Pterygotengruppen eine größere Einförmigkeit. Dies bezieht sich vor allem auf die Lepidopteren, Phryganiden und Musciden, teilweise auch auf die Hymenopteren (nicht parasitäre Formen).

Die Dorsalkrümmung wird gewöhnlich mechanisch durch den Widerstand des Chorions bei gleichzeitigem Längswachstum des Keimstreifens erklärt. Eine ähnliche Anschauung finden wir bei HEYMONS: »Die dorsale Krümmung der Insektenkeimstreifen tritt infolge eines Längenwachstums der letzteren ein und wird ursprünglich durch die kugelige Gestalt des Eies bedingt ...«. Obwohl diese Äußerungen in den meisten Fällen sich als zutreffend erweisen, können sie doch, wie mir scheint, nicht als eine allgemein geltende Regel angesehen werden. Eine Ausnahme würden hier die immers gelegenen Keimstreife der Lepidopteren machen, die, wie bekannt, bis zu ihrer vollkommenen Entwicklung nie in Berührung mit dem Chorion kommen. Auch die Blastokinese von *Periplaneta* und *Gryllus* scheinen mir diese Anschauungen nicht gerade zu unterstützen.

Hinsichtlich der physiologischen Bedeutung der Blastokinese sind heute fast alle Autoren darüber einig, daß die Keimumlagerungen zur Verbesserung der Ernährungsverhältnisse beitragen, wodurch die Entwicklung des Embryo beschleunigt wird.

Es fragt sich nur noch, ob man die Blastokinese der Pterygoten direkt von dieser der Myriopoden (Chilopoden) herleiten kann, wie dies HEYMONS tut. HEYMONS äußert sich diesbezüglich folgendermaßen: »Der Umrollungsprozeß der Insekten findet bei den Myriopoden in dem Übergang von der dorsalen zur ventralen Krümmung ein Analogon. Die ventrale Krümmung der Insekten ist bei den Myriopoden ... durch eine in der Körpermitte befindliche Knickung repräsentiert.« Angesichts der Blastokinese bei *Machilis* und *Lepisma*, wo schon an jungen Keimstreifen eine Ventralkrümmung bemerkbar ist, die später in eine stark ausgeprägte Ventralknickung übergeht, während eine Dorsalkrümmung bei diesen Apterygoten nie zum Vorschein kommt, scheint mir eher die Annahme berechtigt, die Dorsalkrümmung der Pterygoten sei als eine Neuerwerbung zu betrachten, die dieser der Myriopoden nicht gleichwertig erscheint. Übrigens zeigen die Diplopoden, denen auch die Dorsalkrümmung fehlt, mehr Ähnlichkeit durch ihre Knickung an jungen Stadien, zur Ventralkrümmung der Thysanuren, und somit wäre es angezeigt, eher sie zum Vergleich mit der Blastokinese von *Lepisma* und *Machilis* heranzuziehen als die Chilopoden.

Gleichzeitig mit den blastokinetischen Umlagerungen des Keimstreifens findet auch seine äußere und innere Segmentierung statt. Sich einstweilen der ersteren zuwendend, können wir an einem jungen, gerade gestreckten Keimstreifen zwei voneinander bedeutend differente Körperabschnitte unterscheiden: Einen kürzeren vorderen, der durch die Entwicklung der Kopflappen sehr breit erscheint, und einen hinteren schmäleren, der den ersten an Länge ums Vierfache übertrifft. Da die vordere Kopflappenpartie von dem hinteren Körperabschnitt durch eine tiefe Einkerbung abgegrenzt ist, können beide Keimstreifenregionen als Somite angesehen werden, die in bezug auf die weitere Segmentierung als Macrosomite im Sinne Grabers aufzufassen sind. Kurz gesagt, haben wir somit an diesem Stadium, um die Grabersche Nomenklatur zu gebrauchen, einen dimerischen Keimstreifen, der aus dem Protocephaleum und dem Protocormus zusammengesetzt ist. Dieselben Zustände finden wir auch an nächst älteren Keimstreifen, deren Hinterende etwas eingekrümmt erscheint und an welchen die Anlage der hinteren Amnionfalte schon zum Vorschein kommt. Erst während der weiteren Entwicklung, an Stadien, wo schon ein beträchtlicher Teil des Keimstreifens in den Dotter versenkt (wie uns dies Fig. 54 zeigt) und die hintere Amnionfalte bedeutend nach vorn gewachsen ist, erkennen wir, daß der Protocormus drei Segmente aufweist, die deutlich durch seitliche Einkerbungen voneinander getrennt erscheinen. Einen solchen Keimstreifen haben wir, von der Ventralseite des Eies gesehen, auf Fig. 51 abgebildet. Die zwei ersten Protocormussomite sind hier seitlich ausgebaucht, und der erste von ihnen ist etwas länger wie der zweite. Am längsten erscheint der letzte Protocormussomit, der fast die Hälfte des ganzen Keimstreifens ausmacht. In seiner vorderen Partie zeigt er auch eine seitliche Ausbauchung, aber nach hinten wird er schmäler, um an seinem hinteren Ende wiederum ein wenig an Breite zuzunehmen. Der ganze Keimstreifen ist somit in diesem Stadium aus vier Segmenten zusammengesetzt (tetramerisch), dem Protocephaleum und den drei Protocormussomiten, welch letztere, was sich aus den weiteren Zeilen ergeben wird, uns auch Macrosomite darstellen. An einem älteren Stadium, an welchem, wie dies uns Fig. 55 zeigt, die Dorsalkrümmung vorgeschritten erscheint, können wir schon eine größere Zahl von Protocormussomiten wahrnehmen, wie vorher; dies kommt auf diesem Wege zustande, daß sich manche Macrosomiten des vorherigen Stadiums in zwei kleinere Segmente teilten, wodurch die Zahl der sämtlichen Körpersegmente von vier auf sieben stieg. Einen solchen Keimstreifen stellt uns von der Ventralseite Fig. 52 dar. Vergleichen wir den Keimstreifen auf Fig. 52 mit diesem auf Fig. 51, so ist es leicht zu erkennen, daß es der erste und dritte Protocormussomit sind, die einen Zerfall in zwei kleinere Körperabschnitte aufweisen. Der Zerfall des ersten Protocormussomits kommt durch die Entwicklung einer beiderseitigen, etwas hinter seiner Mitte gelegenen Einkerbung zustande, die das ganze Segment in einen etwas größeren vorderen und in einen kleineren hinteren Teil trennt. Der dritte Protocormussomit zerfällt in zwei sehr ungleich große Abschnitte, nämlich in einen kleineren vorderen und in einen weit größeren hinteren, zwischen denen eine deutliche beiderseitige Einkerbung sichtbar ist. Wie es aus dem Vergleich des Entwicklungsstadiums auf Fig. 51 mit diesem auf Fig. 52 klar hervorgeht, können wir nicht alle Segmente des zuletzt beschriebenen Keimstreifens für gleichwertig ansehen; während nämlich das Protocephaleum und das vierte Segment sein primäres Aussehen beibehalten haben, müssen wir den zweiten und dritten, wie auch den fünften und sechsten für sekundär entstandene Körperabschnitte ansehen. In bezug auf die weiteren Entwicklungsvorgänge erscheinen auch einzelne Segmente gegeneinander sehr ungleichwertig. Im Gegensatze nämlich zu den meisten Segmenten, die als Macrosomite aufzufassen sind, begegnen wir in diesem Stadium zuerst echten Microsomiten, also definitiven Körpersegmenten, es sind das das dritte und fünfte Segment, von denen uns ersteres das zweite Maxillarsegment, letzteres aber das dritte Thoracalsegment darstellt.

Das nächste Stadium, welches wir nicht abgebildet haben, zeigt uns in der Körpersegmentierung zwar keine Fortschritte, indem die Zahl der Segmente unverändert bleibt, interessant ist es aber darum, weil manche Segmente durch das fortdauernde Längenwachstum des ganzen Keimstreifens ziemlich bedeutend an Länge zugenommen haben. Dies bezieht sich vor allem auf das zweite Körpersegment, welches dem zweiten Maxillarsegment voranliegt und auf das vierte Segment, welches nach hinten an das dritte Thoracalsegment angrenzt. Erst an einem älteren Stadium, welches uns Fig. 59 und 53 darstellt, können wir in der Körpersegmentierung sehr bedeutende Fortschritte wahrnehmen.

Wie es aus dem Vergleich mit dem vorherigen Stadium (Fig. 52) und etwas älteren Zwischenstadien hervorgeht, teilte sich hier das Protocephaleum in zwei Segmente, von denen das erste viel größer ist und uns das Labralsegment (Acron) darstellt, während wir in dem zweiten kleineren das Antennen- und das mit ihm verschmolzene Intercalarsegment erkennen. Das zweite Segment des vorherigen Stadiums zerfiel in das Mandibular- und das erste Maxillarsegment, dagegen das vierte in das erste und zweite Thoracalsegment. Der Abdominalabschnitt erscheint in seiner vorderen Partie noch unsegmentiert, an seinem hinteren Ende läßt er aber schon deutlich die drei letzten Abdominalsegmente erkennen. Das letzte, elfte Abdominalsegment, an welchem schon die Proctodäaleinstülpung zu erkennen ist, weist eine größere Breite auf, wie das zehnte, aber am breitesten erscheint das neunte Abdominalsegment, an welchem sich zukünftig das große (letzte) Stigmenpaar entwickelt. Wir haben somit in diesem Stadium, mit Ausnahme der vorderen Abdominalregion, die als Macrosomit aufzufassen ist, und der miteinander verschmolzenen Antennen- und Intercalarsegmente, die sich auch in der Zukunft nie deutlicher voneinander abgrenzen, den größten Teil des Keimstreifens in Microsomite, in definitive Körpersegmente, zerlegt. An einem älteren Stadium, welches im Vergleich mit der Entwicklung andrer Insekten nichts eigentümliches darstellt, sehen wir in der Körpersegmentierung insoweit einen Fortschritt, daß auch der vordere Abdominalabschnitt in acht definitive Körpersegmente zerfallen erscheint, wobei die voranliegenden die mittleren etwas an Breite übertreffen.

Um auf die Segmentierung des *Donacia*-Keimstreifens, wie wir sie vorher eingehend beschrieben haben, einen guten Überblick zu gewinnen, fassen wir den ganzen Vorgang, dem Beispiele Grabers folgend, in einer Reihe von Formeln zusammen. Wir gebrauchen dabei andre Bezeichnungen wie Graber, nämlich solche, die unsern heutigen Anschauungen über die Segmentierung des Insektenkeimstreifens entsprechen, welch' letztere aber, wie bekannt, bedeutend von den Graberschen differieren. Um sich beim Vergleich der *Donacia*-Segmentierung mit demselben Vorgange bei andern Insekten, den wir in den nächsten Zeilen durchzuführen versuchen werden, leichter orientieren zu können, geben wir über unsern Bezeichnungen auch die Graberschen an. Wir beginnen somit mit dem jüngsten Stadium:

Wie es sich aus diesen Formeln ergibt, können wir bei *Donacia* gewissermaßen primäre, sekundäre, tertiäre, quartäre und vielleicht sogar quintäre Körpersegmente unterscheiden. Fassen wir die zwei Segmente in der Formel 1 als primäre auf, so können wir in der Formel 2 die Segmente (mdbl, mx_1, mx_2), (t_1, t_2), ($t_3 \ldots ab_{11}$) als sekundäre, in der Formel 3 die Segmente (mdbl, mx_1), mx_2, u. a. als tertiäre bezeichnen; dann würden uns in der Formel 4 die Segmente mdlb, mx_1, mx_2 u. a. quartäre Körperabschnitte, in der Formel 5 ab_1, ab_2, ab_3 u. a. quintäre Segmente darstellen.

Unsre Darstellung der Körpersegmentierung bei *Donacia* steht somit im Einklange mit einigen älteren Angaben mancher Forscher, widerspricht aber den Ergebnissen neuerer Arbeiten, deren Autoren (Heymons u. a.) nur eine definitive Körpersegmentierung beobachten konnten, während

$$1)\ \overbrace{\overset{\text{I}}{(\text{acron, ant, intercal})}}^{\text{PC}} + \overbrace{\overset{\text{II}}{(\text{mdbl} \ldots \text{ab}_{11})}}^{\text{PR}}$$

$$2)\ \overbrace{\overset{\text{I}}{(\text{acron, ant, intercal})}}^{\text{PC}} + \overbrace{\overset{\text{II}_2}{(\text{mdbl, mx}_1\text{, mx}_2)}}^{\text{GC}} + \overbrace{\overset{\text{III}_2}{(\text{t}_1\text{, t}_2) + (\text{t}_3\text{,}}}^{\text{T}}\ \overbrace{\overset{\text{IV}_2}{\text{ab}_1 \ldots \text{ab}_{11})}}^{\text{A}}$$

$$3)\ \overbrace{\overset{\text{I}}{(\text{acron, ant, intercal})}}^{\text{PC}} + \overbrace{\overset{\text{II}_3}{(\text{mdbl, mx}_1) + (\text{mx}_2)}}^{\text{GC}} + \overset{\overset{\text{T}}{\text{IV}_3}}{(\text{t}_1\text{, t}_2) + \text{t}_3} + \overset{\overset{\text{A}}{\text{VI}_3}}{(\text{ab}_1 \ldots \text{ab}_{11})}$$

$$4)\ \overbrace{\overset{\text{II}_2}{\text{acron} + (\text{ant, intercal})}}^{\text{PC}} + \overset{\text{GC}}{\text{mdbl} + \text{mx}_1 + \text{mx}_2} + \overset{\text{T}}{\text{t}_1 + \text{t}_2 + \text{t}_3} + \overset{\text{A}}{\overset{\text{IX}_4}{(\text{ab}_1 \ldots \text{ab}_8)} + \text{ab}_9 + \text{ab}_{10} + \text{ab}_{11}}$$

$$5)\ \overbrace{\text{acron} + \text{ant} + \text{intercal}}^{\text{PC}} + \overset{\text{GC}}{\text{mdbl} + \text{mx}_1 + \text{mx}_2} + \overset{\text{T}}{\text{t}_1 + \text{t}_2 + \text{t}_3} + \overset{\text{A}}{\text{ab}_1 + \text{ab}_2 + \text{ab}_3 + \text{ab}_4 + \text{ab}_5 + \text{ab}_6 + \text{ab}_7 + \text{ab}_8 + \ldots \text{ab}_{11}}$$

ihnen bei den seitens ihrer untersuchten Formen ein Übergang von einer primären in eine sekundäre und definitive Segmentierung unbekannt blieb. Es wäre nun am Platze, die nämlichen Vorgänge bei *Donacia* mit der Entwicklung dieser Insekten zu vergleichen, bei denen auch der definitiven Körpersegmentierung eine primäre und eine sekundäre vorangeht. Die ersten Angaben darüber verdanken wir Ayers, der bei *Oecanthus* eine primäre und sekundäre Segmentierung feststellen konnte. Daran schließen sich die Untersuchungen Grabers an *Stenobothrus Pieris* und *Lina* und Nusbaums an *Meloe.* Eine primäre Segmentierung konnte außerdem noch Kouláguine bei parasitären Hymenopteren beobachten. Der Segmentierungsvorgang bei *Oecanthus* verläuft nach Ayers folgendermaßen:

1) $PC + PR$
2) $PC + GC + (T, A)$
3) $PC + GC + T + A$
4) $PC + (md\ mx_1) + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + A$
5) $PC + md + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + ab_1 + ab_2 + \ldots . a_{11}$

Bei *Stenobothrus* nach Graber:

1) $PC + PR$
2) $PC + (GC\ t_1\ t_2) + t_3 + A$
3) $PC + GC + t_1 + t_2 + t_3 + A$
4) $PC + mdbl + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + A$
5) $PC + mdbl + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + ab_1 + (a_2 \ldots . a_{11})$
6) $PC + mdbl + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + ab_1 + a_2 + a_3 + a_4 + a_5 \ldots a_{11}$

der nämliche Vorgang bei *Lina* (nach Graber):

1) $PC + PR$
2) $(PC,\ PG) + T + A$
3) $PC + PG + (t_1\ t_2) + t_3 + ab_1 + (ab_2 \ldots . ab_{11})$
4) $PC + md + (mx_1\ mx_2) + T + A$
5) $PC + md + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + ab_1 + ab_2 + ab_3 \ldots . ab_{11}$

bei *Pieris* (nach Graber):

1) $PC + PR$
2) $(PC, GC) + T +$ (einige der ersten Abdominalsegmente) + (übrige Abdominalsegmente)
3) $PC + md + (mx_1\ mx_2) + T + A$
4) $(PC,\ md) + (mx_1\ mx_2) + T + A$
5) Es findet eine Verwischung der äußeren Grenzen der Körpersegmente statt
6) $PC + md + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + a_1 + a_2 + \ldots . a_{11}$

Nach den Angaben Nusbaums kommt bei *Meloe* die definitive Körpersegmentierung auf folgendem Wege zustande:

1) $PC + PR$
2) $PC + GC + T + A$

3) $PC + GC + t_1 + t_2 + t_3 + A$
4) $PC + md + (mx_1\ mx_2) + t_1 + t_2 + t_3 + A$
5) $PC + md + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + a_1 + a_2 + a_3 \ldots a_{11}$

Vergleichen wir die Segmentierung von *Donacia* mit dem nämlichen Vorgange bei den vorher angeführten Insektenspecies, so erkennt man gleich, daß sie in einigen Punkten mit andern Formen übereinstimmt, in manchen aber von ihnen abweicht. Die erste Formel ausgenommen, die bei allen Species gleich ist, finden wir schon in der zweiten bedeutende Differenzen; die Segmentierung von *Donacia* zeigt hier die größte Ähnlichkeit mit *Pieris* und *Meloe*, indem ihr Keimstreifen von einem dimerischen in ein tetramerisches Stadium übergeht, aber auch da sind die entsprechenden Macrosomite bei verschiedenen Species sich nicht gleichwertig. Es ist nämlich eine Eigentümlichkeit von *Donacia*, daß sich hier (besichtige Formel 2 und 3) das dritte Thoracalsegment aus dem vierten Macrosomit entwickelt, während es gewöhnlich dem dritten entstammt. Weiter ist hier hervorzuheben die Segmentierung der künftigen Abdominalregion bei *Donacia*, die auch von der Segmentierung der meisten Insekten abweicht. Gewöhnlich entwickeln sich nämlich zuerst die vorderen Abdominalsegmente, und erst allmählich erscheinen die weiter nach hinten gelegenen, dagegen bei *Donacia* differenzieren sich zuerst die drei letzten Segmente, und erst später erscheinen auch die vorderen und mittleren. Dem *Donacia*-Keimstreifen fehlt auch vollkommen das trimerische Stadium, welches Ayers für *Oecanthus* und Graber für *Lina* angegeben haben, ich konnte auch nie eine sekundäre äußere Verwischung der vorher entstandenen Macrosomite beobachten, die uns aus der seitens Graber bei *Pieris* geschilderten Segmentierung bekannt ist.

Hinsichtlich der primären Segmentierung, die erst allmählich in die definitive übergeht, stehen übrigens, wie bekannt, die Insekten nicht ganz vereinzelt da. Schon früher konnte Metschnikoff bei *Scorpio* eine primäre Segmentierung feststellen, und ähnliches scheint sich auch aus der Arbeit Morins zu ergeben. Auch die vier großen Körperabschnitte, aus denen der junge *Geophilus*-Keimstreifen zusammengesetzt ist (Zograf) könnten gewissermaßen als Macrosomite gedeutet werden. Es scheint mir im allgemeinen nicht vollkommen zutreffend, wollten wir dem Segmentierungsvorgang, wie er uns aus der Entwicklung von *Meloe*, *Lina* u. a. bekannt ist, die schon vom Anfang zustandekommende definitive Körpersegmentierung andrer Formen scharf entgegenstellen. Ich erlaube mir vielmehr die Vermutung auszusprechen, daß wir eben bei fast allen Insekten gewissermaßen eine primäre und definitive Segmentierung unterscheiden können. Wir können nämlich am jungen Keimstreifen aller Insekten einen breiteren vorderen und einen längeren und dünneren hinteren Körperabschnitt wahrnehmen, die in bezug auf die weitere Segmentierung als primäre Macrosomite zu deuten sind. Wir wissen weiter, daß sich bei vielen Insekten aus dem hinteren Körperabschnitt von vorn nach hinten allmählich die definitiven Körpersegmente entwickeln, und daß bevor die letzten am Keimstreifenende zum Vorschein kommen, wir den Endabschnitt noch immer als Macrosomit aufzufassen haben. In diesem Sinne könnten wir auch bei *Scolopendra*, nach den Angaben HEYMONS' von einer primären Körpersegmentierung sprechen, denn hier gelangen am jungen Keimstreifen in seiner mittleren Partie die definitiven Körperabschnitte zuerst zur Entwicklung, während uns der große vordere und hintere Abschnitt Macrosomiten darstellen.

Wir wenden uns nun zur Frage über die Zahl der Körpersegmente. Hier differieren die älteren Angaben stark von den neueren, und diese Meinungsverschiedenheiten betreffen vor allem das Protocephaleum und auch den Abdominalabschnitt. GRABER und andre ältere Forscher hielten das Protocephaleum für ein Körpersegment, während wir es auf Grund neuerer Untersuchungen als aus drei, eventuell vier Segmenten zusammengesetzt auffassen. Zum Studium, wie sich unsre Anschauungen über die Segmentierung des Insektenkopfes entwickelt haben, scheint eine Vermutung NUSBAUMS uns interessant zu sein, da sie einen Übergang zu den heutigen Anschauungen bildet. NUSBAUM sagt über den Bau des Proto- und Gnathocephaleum folgendes[1]: »Co się tyczy liczby segmentów ciała u owadow, w głowie jest ich conajmniej cztery: rożkowy i trzy szczękowe; wrzelako fakt parzystego powstawania wargi górnej . . ., pewna dwoistosc entodermy . . ., zarówno jak i fakt, iż mózg . . . powstaje z dwòch par zaczątkow ektodermalnych, nakazuje mi przypuśćić, że prawdopodobnie w segmencie różkowym owadòw mamy właściwie zlane z sobą dwa segmenty.« Hinsichtlich der Zahl der Abdominalsegmente gaben ältere Autoren für verschiedene Insekten neun (GRASSI), zehn und elf an. Neuerdings konnte HEYMONS

---

[1] »Was die Zahl der Körpersegmente bei den Insekten betrifft, so ist der Kopf wenigstens aus vier zusammengesetzt: Einen Antennal- und drei Gnathalsegmenten; dennoch läßt uns die paarige Anlage des Labrums, . . . eine gewisse Metamerie im Bereiche des Entoderms . . ., wie auch die Entwicklung des Gehirns, das aus zwei ectodermalen Anlagen entsteht, die Vermutung aufzustellen, daß das Protocephaleum der Insekten zwei miteinander verschmolzene Segmente in sich birgt.«

bei *Lepisma*, bei Dermapteren und bei Orthopteren ganz sicher zwölf Abdominalsegmente unterscheiden. Bei *Donacia*, wie schon vorher gesagt wurde, habe ich elf Abdominalsegmente beobachtet und befinde mich somit in Übereinstimmung mit den Angaben Grabers, Nusbaums u. a. Es scheint mir hier die Vermutung möglich zu sein, daß die Verminderung der Segmente im Abdomen eine sekundäre Erscheinung ist, die erst phylogenetisch jüngeren Pterygoten zuteil wird, während die Orthopteren noch primäre Verhältnisse darstellen; dafür spricht auch die Regelmäßigkeit, mit welcher die elf Abdominalsegmente seitens Graber u. a. fast bei allen jüngeren Pterygoten (Hymenopteren, Lepidopteren, Coleopteren) festgestellt werden konnten. Wir müssen somit das letzte Abdominalsegment phyletisch jüngerer Pterygoten als aus zwei, dem elften und zwölften Segment, zusammengesetzt ansehen.

Zählen wir nun sämtliche Körpersegmente des *Donacia*-Keimstreifens, nachdem er seine größte Länge erreicht hat, so ergibt sich folgendes:

3 Procephalsegmente (Acron, Antennalsegment, Intercalarsegment),
3 Gnathalsegmente (Mandibularsegment, 1. Maxillarsegment, 2. Maxillarsegment),
3 Thoracalsegmente (1., 2., 3. Thoracalsegment),
11 Abdominalsegmente

in Sa.: 20 Körpersegmente (eventuell 21, wenn wir aus theoretischen Gründen das 12. Abdominalsegment zurechnen).

Gleichzeitig, wie die primäre Körpersegmentierung allmählich in die definitive übergeht, erscheinen die Anlagen der künftigen Extremitäten. Zuerst entwickeln sich die Antennen, über deren Lage und Form uns die Fig. 53 Aufschluß gibt. Wir sehen hier, daß sie eine geraume Strecke hinter der Stomodäalöffnung zum Vorschein kommen, und daß sie die Gestalt ziemlich breiter und flacher Anschwellungen haben. Die Antennenanlagen entwickeln sich bei *Donacia*, wie auch bei andern Insekten aus dem Protocephaleum, nämlich aus dem hinteren Rand der Kopflappen. Außer den Antennenanlagen sind an diesem Stadium noch gar keine andern Extremitäten sichtbar. Erst an einem älteren Stadium, welches wir nicht abgebildet haben, erscheinen in der gnathalen und thoracalen Region die Anlagen der Mandibeln, beider Maxillen und der Gangbeine. Die Mandibel- und Maxillenanlagen haben zuerst die Gestalt flacher Wülste, die sich zu beiden Seiten am hinteren

Rande der gnathalen Segmente entwickeln. Gegen die Mitte gehen sie ohne scharfe Grenze in das entsprechende Segment über, lateralwärts erscheinen sie dagegen etwas stärker vorgewölbt und grenzen sich deutlicher gegen das Segment ab. Die Beinanlagen entwickeln sich am hinteren Rande der Thoracalsegmente als ziemlich breite kuppenartige Gebilde, die schon vom Anfang an nach hinten umgeschlagen erscheinen. An demselben Stadium ist auch schon die Anlage des Labrums zu erkennen. Es entwickelt sich in Form zweier flacher Wülste, die ziemlich weit voneinander liegen und von vorn und etwas seitlich die Stomodäalöffnung umgeben. Ihre Lage ist aber schon von vorn an von dieser andrer Extremitäten verschieden, indem sie im Vergleich mit den letzteren mehr medianwärts zu liegen kommen.

An einem älteren Stadium, welches auf Fig. 60 abgebildet ist, erkennen wir in der Entwicklung sämtlicher Extremitäten schon einen bedeutenden Fortschritt. Die gnathalen Extremitäten haben an Breite zugenommen und erstrecken sich fast über die ganze seitliche Partie ihrer Segmente; sie haben die Gestalt von Lappen bekommen, deren abgerundetes distales Ende lateralwärts gewendet ist. Die Thoracalextremitäten blieben im Vergleich mit den ersteren etwas in ihrer Entwicklung zurück und erscheinen auch als lappenartige Gebilde, die nach hinten gerichtet sind. Die Antennenanlagen haben ihre frühere Form beibehalten, kommen aber jetzt etwas näher hinter dem Stomodäum zu liegen wie vorher. Auch die Labralwülste veränderten ihre Lagen, indem sie medianwärts aneinander rückten und in ihren Basalteilen miteinander verschmolzen. Die Grenze zwischen ihnen ist jetzt durch eine tiefe mediane Einkerbung angedeutet. An diesem Stadium erscheinen außerdem zum ersten Male noch zwei Vorwölbungen, die der Stomodäalöffnung von hinten anliegen. Sie haben die Form zweier stumpfen Knöpfe, die dicht aneinander angrenzen, nicht aber auf einer gemeinsamen Basis fußen; im Gegensatz zu den echten Extremitäten sind sie vollkommen median gelagert. Wie sich aus dem Vergleich mit der Entwicklung andrer Insekten ergibt, haben wir diese Vorwölbungen als dem Intercalarsegment zugehörig anzusehen. Auch im Bau sämtlicher Segmente ist eine Veränderung eingetreten. Im Vergleich mit dem Stadium auf Fig. 53, wo sie als Bänder erscheinen, die an ihren Seiten etwas mehr vorgewölbt sind, kann man an ihnen auf Fig. 60 schon einige Abschnitte wahrnehmen, nämlich zwei größere seitliche Platten, die die Summe der seitlichen Sternitplatten und der Tergite darstellen, und einen medianen dünnen und helleren Streifen, der als mediane Sternitplatte aufzufassen ist.

Ein älteres Entwicklungsstadium haben wir auf Fig. 61 abgebildet. Die Antennen, Mandibeln und Maxillen erscheinen hier auch als Lappen, die sich aber an ihren distalen Enden stärker von den Segmenten abheben, während sie medianwärts noch immer ohne scharfe Grenze in die letzteren übergehen. In der Entwicklung eilten manche gnathalen Extremitäten andern voran. Im Gegensatze zum Stadium auf Fig. 60, wo das erste Maxillenpaar stärker ausgewachsen erscheint wie das zweite, zeigt uns Fig. 61 eben das umgekehrte Verhältnis. Das zweite Maxillenpaar erscheint hier am längsten und hängt etwas herunter, das erste Maxillenpaar ist das zweitgrößte, die Mandibeln sind noch kleiner, und am kürzesten erscheinen die Antennen. Die der Stomodäalöffnung von hinten anliegenden Anschwellungen, die ich in bezug auf die weitere Entwicklung als Hypopharynxhöcker bezeichnen will, rückten noch stärker zusammen und sitzen einer gemeinsamen Basis auf, sie liegen, was für *Donacia* charakteristisch ist, etwas vor den Antennen. An dem Labrum, welches auf Fig. 61 gut zu sehen ist, kann man zwei nacheinander liegende Abschnitte wahrnehmen; einen unpaaren hinteren, der bis an den Stomodäalrand reicht und der die Anlage für den Clypeus bildet, und einen paarigen vorderen, der uns das eigentliche Labrum darstellt. Die Thoracalextremitäten haben sich auch bedeutend geändert, sie erscheinen länger und schmäler und sind mit ihren distalen Enden nach hinten und etwas medianwärts gerichtet. In der Abdominalregion blieb alles wie vorher, dagegen ist in der gnathalen Partie hier und da die Grenze zwischen den seitlichen Sternitplatten und den Tergiten angedeutet, wobei wir sehen, daß die Gnathalanhänge an der Grenze der beiden letzteren zu liegen kommen.

Auf Fig. 63 haben wir ein weiter vorgerücktes Stadium dargestellt. Das Labrum hat sich hier viel deutlicher von seiner Basis abgehoben, der paarige vordere Abschnitt zeigt die seitlichen Lappen mächtiger entwickelt und ist scharf gegen den kugeligen unpaarigen Teil abgegrenzt. Die Hypopharynxhöcker, die einer gemeinsamen Erhebung aufliegen, haben an Länge zugenommen und sind etwas lateralwärts orientiert. Sie bedecken samt der Clypeusanlage teilweise die Stomodäalöffnung. In der Lage und Ausbildung der Antennen und der gnathalen Extremitäten sind bedeutende Veränderungen eingetreten. Die Antennen, die jetzt wie ovale kuppenartige Gebilde aussehen, haben sich weit nach vorn verschoben und liegen jetzt fast knapp vor der Stomodäalöffnung; im Anschluß an sie machten dieselbe Wanderung nach vorn auch sämtliche Gnathalextremitäten mit, wodurch es zu einer bedeutenden Verkürzung der ganzen künftigen Kopfregion kam. Die Mandibeln, die oval und größer als die Antennen erscheinen, liegen jetzt fast auf einer Höhe mit der Mundöffnung, und das erste Maxillenpaar geriet auch teilweise in die Kopflappenregion. Am mächtigsten sind hier beide Maxillenpaare entwickelt, die sich auch medianwärts deutlich von den Segmenten abheben. Sowohl am ersten wie auch am zweiten Maxillenpaar erkennen wir eine Gliederung in zwei Teile, die durch ein dünneres Zwischenstück verbunden sind. Der medianwärts gerichtete Abschnitt sieht keulenartig aus und bildet die Anlage für das künftige Cardo und Stipes, während der laterale kleinere und rundliche Teil uns den Palpus darstellt. Vergleichen wir die beiden Maxillenanlagen auf Fig. 61 mit diesen auf Fig. 63, so ergibt sich klar, daß zuerst der palpale Abschnitt angelegt wird, dagegen der cardostipitale erst nachträglich zur Entwicklung gelangt. Die Thoracalbeine sind im Vergleich mit dem jüngeren Stadium auf Fig. 61 auch mächtiger entwickelt, sie nehmen an Breite und Länge zu und bedecken mit ihren distalen Enden das Sternit des nächstfolgenden Segmentes, wobei an ihnen hier und da eine undeutliche Gliederung wahrzunehmen ist. An diesem Stadium konnte ich zuerst am ersten Abdominalsegment einen kleinen kugeligen Anhang beobachten, der, den Gangbeinen gleich, an der Grenze des Sternits und Tergits zu liegen kommt. Untersuchen wir diesen Anhang an Schnitten, so erfährt man, daß sein Epithel aus hohen cylindrischen Zellen aufgebaut ist, die sich vom übrigen Ectoderm merklich unterscheiden, während sein Inneres unregelmäßig angehäufte Mesodermzellen erfüllen. Sämtliche Körpersegmente haben sich auch darunter weiter differenziert oder verändert. In der bedeutend verkürzten Kopfregion kann man nur noch deutlich das erste und zweite Maxillarsternit voneinander unterscheiden, das Mandibularsternit ist dagegen mit dem Intercalarsegment zu einer Platte verschmolzen. In der Thoracalgegend kam es zu einer deutlichen Abgrenzung der Tergite von den Sterniten, die voneinander durch eine spaltenartige Einkerbung getrennt sind, dasselbe kann man auch in der Abdominalregion wahrnehmen, obwohl hier die Trennung nicht so scharf ausgeprägt erscheint. Hand in Hand damit kam es zum Schwund des medianen Sternitstreifens, so daß der gesamte Sternitabschnitt jetzt nur aus zwei Seitenplatten aufgebaut ist. Eine Erwähnung verdient auch die eigentümliche Entwicklung des neunten Abdominalsegments, was gut auf Fig. 64 zu sehen ist. In seinen seitlichen Partien hat er sich zu zwei kugeligen großen Auftreibungen entwickelt, an deren Gipfel das letzte Stigmenpaar angelegt ist.

Das nächst ältere Stadium haben wir in einem Bruchstück auf

Fig. 66 abgebildet, die uns den Kopfabschnitt darstellt. Besichtigen wir den Kopf, so erfahren wir leicht, daß alle Extremitäten ihre frühere Lage geändert haben. Vom Labrum sehen wir hier nur den paarigen Abschnitt, der jetzt nach hinten gerichtet ist und die Mundöffnung von oben bedeckt. Schauen wir dieses Stadium vom vorderen Eipol an, so finden wir auch den Clypeus, der aber jetzt vor dem paarigen Teil zu liegen kommt. Es fand nun darunter die auch aus der Ontogenie andrer Insekten bekannte Umklappung des ganzen Labrums statt, die eine Lageveränderung beider Labralteile herbeiführte. Der früher dem Stomodäum zugewandte Clypeus liegt jetzt vor dem paarigen Abschnitt, der letztere aber, der früher vor dem Clypeus lag, grenzt jetzt an die Mundöffnung. Die Antennen haben sich weiter vor das Stomodäum verschoben, und die Mandibeln begrenzen das letztere von den Seiten. Beide Maxillenpaare haben eine Drehung durchgemacht, so daß ihre Längsachse jetzt schräg, nicht aber senkrecht wie vorher, zur Längsachse des Keimstreifens gerichtet ist. Die cardostipitalen Abschnitte des ersten Maxillenpaares haben sich der Mundöffnung zugewendet, während die entsprechenden Abschnitte des zweiten Maxillenpaares aneinander gerückt sind und zur Bildung des Labiums herantreten. Die Hypopharynxhöcker wurden darunter kleiner und gehen nach hinten in eine unpaare mediane Platte über, die bis in die Nähe des ersten Thoracalsternits reicht und die uns den Hypopharynx darstellt. Aus dem Vergleich der jüngeren Keimstreifen mit diesem Stadium ergibt es sich, daß der Hypopharynx sich aus dem Intercalarsegment und aus den Sterniten der drei Gnathalsegmente entwickelt. Die Kopflappen und die Tergite der Gnathalsegmente wachsen darunter zu beiden Seiten dorsalwärts empor und vereinigen sich miteinander auf der Dorsalseite. Aus den ersten entwickelt sich dann die Frons, während die letzteren dem Vertex seinen Anfang geben. Somit ist die Kopfkapsel in diesem Stadium allseitig geschlossen. Der Anhang am ersten Abdominalsegment hat sich hier bedeutend vergrößert und in ein birnförmiges Gebilde umgewandelt, dessen ganzer basaler Teil aus Zellen aufgebaut ist, während sein distaler Abschnitt aus einer chitinösen Substanz besteht. Machen wir Schnitte durch ihn, so stellt er sich uns wie ein Becher dar. Die äußere Wand dieses Bechers ist aus normalen Ectodermzellen aufgebaut, während seinen Rand und den eingestülpten Teil sehr hohe, mit größeren Kernen versehene Zellen zusammensetzen, deren Plasma eine fädige Struktur aufweist und ziemlich reich mit Vacuolen besetzt ist. Das ganze Lumen des Bechers ist mit fädigem Secret erfüllt, das sich nach außen kuppenförmig ergießt und den cylindrischen vacuolisierten Zellen entstammt. Der Abdominalanhang übt also eine echt secretorische Funktion aus. Über seine Lage konnten wir uns auch ganz genau orientieren, indem wir ihn an der Grenze der Sternite und Tergite zu liegen sahen.

Wir gehen zum Stadium auf Fig. 62 über. In der Lage und im Aussehen des Labrums und der Mandibeln hat sich nichts geändert, nur die Antennen erscheinen noch weiter nach vorn und etwas dorsal verlagert, auch das erste Maxillenpaar hat sich noch enger an die Mandibeln angeschmiegt. Das zweite Maxillenpaar ist in seiner cardo-stipitalen Region median verwachsen, und man kann nur noch in der cardialen Partie den paarigen Bau nachweisen, während er in der stipitalen vollkommen verschwunden ist. Vor und hinter dem Labium ragt der Hypopharynx hervor, der an seinem vorderen Ende die Hypopharynxhöcker erkennen läßt. Die Grenze zwischen den Sterniten und Tergiten hat sich verwischt und das Abdomen ist hier aus elf Segmenten zusammengesetzt. Auch der Abdominalanhang hat seine birnenförmige Gestalt verloren, indem er jetzt abgeflacht und knopfartig aussieht. An Schnitten erscheint der ganze Becher teilweise unter das Niveau des Ectoderms versenkt zu sein, indem seine äußere Wand ohne scharfe Grenze in das umgebende Epithel übergeht. An älteren Stadien wird das ganze Gebilde unter das Hautepithel verdrängt, und die Stelle, wo es früher entwickelt war, ist nur durch eine schwache Ectodermvorwölbung und durch das sich nach außen ergießende Secret angedeutet. Einen Schnitt durch die Abdominaldrüse auf diesem Stadium zeigt uns Fig. 44. Sie gleicht einem eingestülpten Säckchen, dessen Wand aus cylindrischen Zellen mit großen, homogenen, degenerierenden Kernen aufgebaut ist, wobei man das nach außen hervorragende Secret wahrnimmt. An noch älteren Stadien verschwindet die Excretionsöffnung vollkommen, indem sich das Ectoderm über dem Drüsensäckchen schließt. Danach unterliegt das ganze Gebilde allmählich einer totalen Degeneration, so daß man bei jungen Larven schon keine Spur davon findet.

In der Entwicklung der Extremitäten stimmt *Donacia* in den meisten Punkten mit andern Insekten überein, zeigt aber doch hier und da gewisse Eigentümlichkeiten. Das frühe Erscheinen der Antennenanlagen, welches bei *Donacia* Platz hat, ist den meisten Insekten gemein, dennoch herrschen auch hier Ausnahmen, wie z. B. *Lina*, wo die letzteren nach den Angaben GRABERS erst nach der Entwicklung der Mandibeln sichtbar werden. Die paarige Anlage des Labrums, die ich bei *Donacia* feststellen konnte, ist auch aus der Entwicklung andrer

Formen bekannt, so wurde sie bei *Hydrophilus* (KOWALEWSKY), *Bombyx* (TICHOMIROW), *Acilius* (PATTEN), *Lina* (GRABER), *Hylotoma* (GRABER) und *Meloe* (NUSBAUM) beobachtet; im Gegensatz dazu beschreiben einige Autoren die erste Labralanlage als unpaarig, wobei ihr paariger Bau sich erst nachträglich entwickeln soll. DEEGENER fand bei *Hydrophilus* die junge Labralanlage unpaarig, ähnliche Angaben machten GRASSI für *Apis*, AYERS für *Oecanthus*, KOROTNEFF für *Gryllotalpa*, HEYMONS für *Lepisma* und *Forficula*. Die zuletzt erwähnte Untersuchung scheint mir gewissermaßen wichtig zu sein, denn sie läßt die Vermutung aufstellen, daß das paarige Auftreten der Labralanlage eine sekundäre Erwerbung sei, die erst bei den jüngeren Pterygoten zum Vorschein kam, während sie den Apterygoten fehlt. Zugunsten dieser Annahme möchte auch die Entwicklung des Labrums bei *Scolopendra* (HEYMONS) sprechen, wo sich das letztere auch als ein unpaariges Gebilde anlegt. Die Entwicklung der gnathalen Extremitäten weicht in mancher Beziehung von dem nämlichen Vorgange bei andern Insekten ab. DEEGENER konnte an beiden Maxillen bei *Hydrophilus*, schon an jungen Stadien, eine Gliederung in den palpalen und cardostipitalen Abschnitt wahrnehmen, was auch bei den Orthopteren und den Apterygoten stattfindet, während ich eine ähnliche Differenzierung erst an älteren *Donacia*-Keimstreifen zu Gesicht bekam.

Am Intercalarsegment werden an jungen Stadien, wie bekannt, zwei Höcker sichtbar, die ich Hypopharynxhöcker nannte. Es fragt sich nun, inwiefern solche Gebilde aus der Entwicklung andrer Insekten beobachtet wurden. In der Literatur finden wir einige Daten darüber. TICHOMIROW beschreibt bei *Bombyx* ähnliche ectodermale Auftreibungen, dieselben wurden weiter seitens BÜTSCHLI bei *Apis* (»innere Antennen«), seitens HEIDER bei *Hydrophilus* (»seitliche Mundlippen«) und seitens NUSBAUMS bei *Meloe* (»intumescentiae inter 1um et 2-um segmentum capitis«) wahrgenommen. Auch aus der Ontogenie der Apterygoten sind sie bekannt, so konnte sie WHEELER und CLAYPOLE bei *Anurida* und HEYMONS bei *Lepisma* feststellen. In den meisten Fällen (*Bombyx*, *Anurida* u. a.) haben sie die Gestalt stumpfer Knöpfe, während sie bei *Meloe* läppchenartig aussehen und ziemlich stark entwickelt sind. Bei *Lepisma* beschreibt HEYMONS diese Gebilde folgendermaßen: »Genau an der Grenze zwischen dem verbreiterten vorderen Kopfabschnitt und dem darauf folgenden ... Körperteil zeigen sich zwei allerdings nur schwach markierte Verdickungen. Dieselben kennzeichnen die Region des rudimentären Vorkiefer-(Intercalar-) Segmentes.« Bei *Bombyx* (TICHOMIROFF) und *Lepisma* (HEYMONS) liegen diese Gebilde fast auf einem Niveau mit den Antennen, während sie bei *Meloe* (Nusbaum) etwas dahinter, bei *Donacia* aber deutlich vor den letzteren gelagert sind; auch kommen bei *Donacia* schon vom Anfang die genannten Höcker viel mehr median zu liegen, während sie bei allen übrigen Formen mehr lateralwärts verschoben sind. Alle die vorher erwähnten Gebilde möchte ich für gleichwertig ansehen und sie als Intumescenzen des Intercalarsegmentes deuten. Ich kann somit nicht der Äußerung Heymons' beistimmen, wenn er manche von ihnen als dem Oralstück zugehörend ansieht. Die große Lagevariabilität, die diese bei verschiedenen Formen zeigen, möchte ich durch die ungleiche Lagebeziehung des Antennen- zu dem Intercalarsegment erklären. Dieses rudimentäre Segment läßt sich äußerlich, wie bekannt, nicht scharf gegen das Antennensegment abgrenzen, es ist nun die Annahme möglich, daß es bei manchen Formen nicht streng hinter dem Antennensegment liegt, sondern schon von vorn an, wenigstens sein äußerer ectodermaler Teil, in das Antennensegment eingeschoben und mit ihm verschmolzen ist, wobei von dem Grade der Verschmelzung dann auch die Lage der Intumescenzen abhängig wird. Hinsichtlich der Veränderungen, denen die genannten Gebilde später unterliegen, stimmen meine Beobachtungen nicht mit diesen andrer Autoren überein. Heymons sagt darüber folgendes: »Es könnte die Annahme nahe liegen, daß aus ihnen ein Bestandteil der Mundwerkzeuge sich entwickele. Dies trifft indessen nicht zu . . . die betreffenden Anschwellungen werden schon frühzeitig wieder unansehnlich und verschwinden dann vollkommen.« Ähnlich äußert sich auch Nusbaum[1]: »(one) istnieją niedługo, a zanikają wkròtce bez wszelkiego śladu.« Ich hoffe dagegen auf Grund vorheriger, eingehender Beschreibung und zahlreicher Abbildungen den Beweis erbracht zu haben, daß diese Gebilde bis in die spätesten Entwicklungsstadien fortdauern und am Aufbau des Mundapparates beteiligt sind, indem ich den Hypopharynx, im Gegensatze zu Heymons, nicht nur aus den Sterniten des Mandibular- und der Maxillarsegmente, sondern auch aus der durch die Hypopharynxhöcker angedeuteten Intercalarsternitplatte zusammengesetzt ansehe. Ich kann auch Heymons nicht zustimmen, wenn er sagt, daß das Intercalarsegment bei *Scolopendra* verschwindet[2], ich glaube auch in diesem Falle eine Verschmelzung annehmen zu müssen, denn eine Segmentverschwindung könnte man sich nur schwer denken, und eine solche sicher an Keimstreifen nachzuweisen, würde noch schwieriger kommen. Die morphologische Deutung der Hypopharynxhöcker bleibt, wie mir scheint, einstweilen unsicher. CLAYPOLE sagt zwar »This is homologous with the second pair of crustacean antennae«, ich möchte mich aber von seiner Homologisierung zurückhalten. Die ausgesprochen mediane Lagerung dieser bei *Donacia*, läßt sie nicht mit lateralwärts liegenden echten Extremitäten vergleichen, ich möchte sie eher als Gebilde sui generis ansehen, die sich vielleicht erst bei den Insekten entwickelt haben, wobei ich mit den nämlichen Äußerungen NUSBAUMS übereinstimme.

---

[1] »Ihre Dauer ist kurz, indem sie bald vollkommen degenerieren.«

[2] Heymons: »Ferner verschwindet jetzt auch das Intercalarsegment, indem die Mandibeln bis dicht an die Mundöffnung bzw. das Labrum herantreten.«

Im Gegenteil dazu scheint mir der morphologische Wert fast aller übrigen Kopfanhänge heute gewissermaßen sichergestellt zu sein. Die Homologisierung des Labrums mit dem Antennularpaar der Crustaceen und der Insektenantennen mit den Crustaceenantennen hat, wie mir deucht, vollkommen den Boden verloren. Eine solche Annahme konnte sich früher darum einbürgern, weil die Entwicklung und die Metamerie des Insektengehirns nicht zureichend bekannt war und weil man keine Ahnung von einem Intercalarsegment hatte. Alle Gründe, die einer solchen Homologisierung widersprechen, könnte man in folgenden Punkten zusammenfassen: 1) Das Protencephalon der Insekten ist dem der Crustaceen homolog, indem sich beide im Acron entwickeln, ergo kann das Insektenlabrum nicht dem Antennularpaar der Crustaceen gleichwertig sein, denn das letztere gehört dem zweiten Kopfabschnitte zu, aus dem sich das Deuterencephalon differenziert, 2) das Labrum liegt in seiner frühesten Anlage verschieden von allen übrigen echten Extremitäten, indem es innerhalb der Neuralwülste gelagert ist, während letztere sich außerhalb dieser entwickeln, 3) das paarige Auftreten des Labrums, welches eben hauptsächlich den Anlaß zur Homologisierung mit dem Antennularsegmente gab, ist als eine Neuerwerbung der Pterygoten zu betrachten. Wir müssen somit das Antennensegment der Insekten mit dem Antennularsegment der Crustaceen und das Intercalarsegment der ersteren mit dem Atennensegment der letzteren homologisieren. Allgemein wird heute der Insektenkopf als aus sechs Segmenten zusammengesetzt angesehen. HEYMONS konnte bei *Scolopendra* ein neues Segment wahrnehmen, welches er Präantennensegment nennt und welches, wie es schon der Name sagt, zwischen dem Acron und dem Antennensegment zu liegen kommt. Wir könnten somit aus theoretischen Gründen vielleicht auch in dem Insektenkopfe sieben Segmente annehmen, obwohl das genannte Segment bei keinem Insekt und bei keiner andern Arthropodengruppe überhaupt bisher nachgewiesen wurde. Diese Frage wird vielleicht zukünftig ihre Aufklärung in der genaueren Erforschung der paarigen präantennalen Höcker mancher Insekten (Carrière: *Chalicodoma*, Graber: *Hylotoma*) finden.

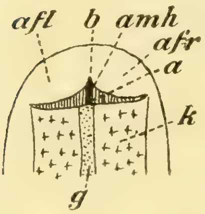
V. Hüllenbildung, Entwicklung und Differenzierung des sog. unteren Blattes (zweite Gastrulationsphase).

An einem jungen Stadium, an welchem die Keimzone schon ziemlich schmal erscheint und sich in den definitiven Keimstreifen umdifferenziert, erkennt man am hinteren Eipole von der Ventralseite eine seichte, median liegende Rinne, die etwas auf die Dorsalseite übergeht. Untersuchen wir die nämliche Region an Querschnitten, so sehen wir, daß sich längs dieser Rinne ein Teil des Keimepithels unter das Niveau der Eioberfläche eingestülpt hat, und daß die Tiefe der Rinne an verschiedenen Stellen verschieden groß ist. Am tiefsten erscheint sie an der Ventralseite des Eies, nämlich eine kurze Strecke vor dem hinteren Eipol, aber von da wird sie nach vorn und nach hinten immer seichter und geht allmählich in das oberflächlich gelagerte Keimepithel über. Während das Epithel der Keimzone um den hinteren Eipol herum überall einschichtig erscheint, sind die Wände der rinnenartigen Einstülpung hier und da aus mehreren Zellenschichten zusammengesetzt, was besonders am Boden der Rinne oft deutlich hervortritt. Auch in den andern Regionen, nämlich in der mittleren Partie, hat sich die Keimzone verändert, und der histologische Bau des Epithels weicht von diesem jüngerer Stadien ab. An Querschnitten erkennt man, daß die Mittelplatte sich ein wenig eingestülpt hat, welche Einstülpung am deutlichsten auf der Höhe des Eiäquators ausgebildet ist, aber nach vorn und nach hinten immer unansehnlicher wird und endlich vollkommen, ohne einen Zusammenhang mit der Rinne am hinteren Eipol zu zeigen, verschwindet. Das Epithel der Mittelplatte erscheint im Gegensatz zu jüngeren Stadien, wo es einschichtig ist, hier schon mehrschichtig, und diese Mehrschichtigkeit läßt sich auch an den Seitenplatten, an vielen Stellen deutlich wahrnehmen, was gewissermaßen auf die Paracytenbildung zurückzuführen ist.

Ein etwas älteres Stadium zeigt uns an Querschnitten folgende Bilder: Die rinnenartige Einstülpung hat sich vor dem hinteren Eipol merklich vertieft, wobei sie nach hinten bis zum Eipol bedeutend an Breite zunahm. Die Mittelplatte erscheint in der mittleren Region der Keimzone deutlich unter die Eioberfläche eingestülpt und deutet somit den Anfang der Gastralrinne und des Gastrulationsvorganges an. Fig. 13

zeigt uns einen Querschnitt durch die nämliche Region. Wir sehen daraus, daß die Einstülpung ziemlich schmal und verhältnismäßig seicht ist und daß ihre Wände aus einem mehrschichtigen Epithel aufgebaut sind. Die eingesenkte Mittelplatte, die zu beiden Seiten der Rinne etwas erhoben erscheint, geht ohne scharfe Grenze in die Seitenplatten über, so daß die Regionen der Keimzone jetzt nicht mehr streng auseinander gehalten werden können. Ähnlich wie die Mittelplatte sind auch die Seitenplatten aus mehrschichtigem Epithel aufgebaut und erscheinen an der Grenze gegen die eingestülpte Mittelplatte dicker; es ist daher die Annahme möglich, daß in dieser Partie der Seitenplatten manche Zellen sich etwas medianwärts verschieben und zur Verdickung des Bodens der Gastralrinne beitragen. Es würde sich dann das untere Blatt in dieser Eiregion, was mir am wahrscheinlichsten deucht, nicht nur durch Einstülpung, sondern auch durch Zellenwucherung entwickeln, wobei an seinem Aufbau sich hauptsächlich die Mittelplatte, aber im geringen Maße auch die Seitenplatten beteiligen. Die Gastralrinne wird nach und nach immer seichter und verschwindet im ersten Drittel der Keimzone vollkommen. Ein Querschnitt durch diese Eiregion, welchen wir auf Fig. 3 abgebildet haben, zeigt uns, daß die Keimzone in ihren seitlichen Partien aus einem einschichtigen Epithel aufgebaut ist, während sie in der Mitte etwas dicker erscheint und hier und da mehrere Zellenschichten aufweist. Nach hinten wird die Gastralrinne auch seichter; sie erstreckt sich aber in diesem Stadium weiter gegen den hinteren Eipol und geht in die dort gelegene, vorher beschriebene rinnenartige Einstülpung über. Wir können somit an Eiern dieses Alters eine Rinne wahrnehmen, die sich von der Äquatorialgegend bis über den hinteren Eipol erstreckt und die durch die Verschmelzung beider letztgenannten Rinnen entstanden ist. Die Grenze zwischen beiden ist dadurch angedeutet, daß an der Verschmelzungsstelle das Epithel nur eine ganz geringe Einstülpung aufweist. So wie dieser Vorgang eben geschildert wurde, gestalten sich die Verhältnisse an diesen Eiern, bei denen die Längsachse des jungen Keimstreifens mit der Medianebene des Eies zusammenfällt; aber wir wissen aus dem zweiten Kapitel, daß der Keimstreifen oft schräg zur Medianebene des Eies zu liegen kommt und daß sein Hinterende dann links oder rechts von ihr gelagert ist. Also in diesen Fällen, wo die Rinne am hinteren Eipol längs der Eimediane, die Gastralrinne aber längs der Keimstreifenmediane zur Entwicklung gelangt, treffen sich beide rinnenartige Einstülpungen nicht, sondern ihre gegenseitig zugekehrten Endabschnitte liegen nebeneinander.

An einem älteren Stadium, an welchem schon die Kopflappen merklich angedeutet sind, kommt es an der Ventralseite des Eies, eine kurze Strecke vor dem hinteren Eipol, zur Entwicklung einer ziemlich tiefen rinnenartigen Einstülpung, die bei Eiern, deren Medianebene mit der des Keimstreifens zusammenfällt, senkrecht zur Gastralrinne verläuft und an der vorher genannten Verschmelzungsstelle angelegt wird. Ein auf Textfig. IV abgebildeter Sagittalschnitt zeigt uns diese Einstülpung. Sie übertrifft an Tiefe bedeutend die Gastralrinne und verbreitet sich der Quere nach über die ganze Ventralseite und etwas auf die linke und rechte Seite des Eies. Der durch diese Querrinne vom übrigen Ei abgegrenzte Eiabschnitt, welcher, wie dies aus Textfig. IV ersichtlich wird, faltenartig aussieht, stellt uns die Anlage der hinteren Amnionfalte, die Einstülpung aber die Amnionhöhle dar. Durch die Entwicklung dieser Querrinne bzw. Amnionhöhle wurde der hintere Abschnitt des Keimstreifens in den Dotter dorsalwärts hineingezogen, und dieselbe Umlagerung machte auch ein großer Teil der den hinteren Eipol umgreifenden Keimzone mit, indem er jetzt auch im Innern der Amnionhöhle zu liegen kommt. Durch diesen Vorgang wurde auch zuerst sicher das hintere Keimstreifenende von der übrigen Keimzone abgegrenzt; dieses macht nämlich nur die vordere Wand der Amnionhöhle aus und reicht bis zu ihrem Boden, während die hintere Wand der Amnionhöhle, bzw. die vordere der Amnionfalte, dem Amnion, die hintere aber der letzteren, der künftigen Serosa zuzurechnen ist. Ich bin nun auf Grund meiner Untersuchungen der Ansicht, daß die ganze hintere Amnionfalte auf diesem Stadium aus Zellen des Keimectoderms aufgebaut ist, was sich aufs deutlichste aus Sagittalschnitten ergibt. Die Gestalt der Amnionhöhle und der Amnionfalte wird aus der Textfig. X ersichtlich, die uns die hintere Eihälfte von der Ventralseite darstellt. Die erstere (*amh*) erscheint hier wie ein Dreieck, dessen Basis dem Keimstreifen, dessen Gipfel aber dem hinteren Eipol zugewendet ist. Die Rinne *ab*, die an ihrem Boden zu liegen kommt, entspricht der an jüngeren Stadien polar gelegenen Rinne, die jetzt größtenteils in die Amnionhöhle hineingezogen wurde. Die größte Tiefe besitzt die Amnionhöhle längs der Mediane an der Grenze des eingestülpten Keimstreifens, nach hinten aber und nach den beiden Seiten wird sie allmählich seichter. Die Amnionfalte, die die Amnionhöhle von



Textfig. X.

Schematisierte Totalansicht des hinteren Eiabschnittes von der Ventralseite; *afl*, linker; *afr*, rechter Amnionlappen; *amh*, Amnionhöhle; *k*, Keimstreifen; *g*, Gastralrinne.

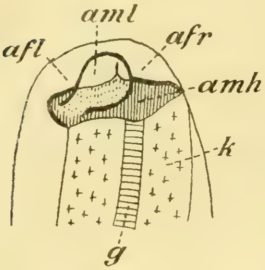
hinten begrenzt, zeigt uns einen paarigen Bau, indem sie einen rechten (*afr*) und einen linken (*afl*) Lappen erkennen läßt, die voneinander durch eine seichte Rinne getrennt sind. Fragen wir nach dem Ursprung dieser Rinne, so ergibt es sich aus dem Vorhergesagten klar, daß wir in ihr das hintere Ende der polar gelegenen Rinne zu erblicken haben, welches während der Entwicklung der Amnionhöhle nicht in die letztere hinein verlagert wurde. In Fällen, wo der Keimstreifen schräg zur Eimedianebene gelegen ist, sind die Verhältnisse insofern komplizierter, daß die rinnenartige Anlage der Amnionhöhle nicht senkrecht zur Eilängsachse, sondern auch meistens schräg zu ihr zu liegen kommt, wobei der Winkel, welchen die erste mit der letzteren bildet, sehr verschieden groß sein kann und in manchen Fällen das Verständnis der Schnittserien sogar unmöglich macht.

Die Entwicklung der hinteren Amnionfalte und Amnionhöhle muß, wie mir scheint, sehr schnell fortschreiten, und diese Vermutung stütze ich darauf, daß ich an manchen Eiern, die demselben Kokon wie das vorher beschriebene Stadium angehören, sie etwas stärker ausgebildet finden konnte. Dieser Fortschritt in der Entwicklung kennzeichnet sich darin, daß die Amnionhöhle weiter in den Dotter hineinragt und ihr distaler Teil etwas nach vorn zugewendet ist. Hand in Hand damit mußte auch der eingestülpte Keimstreifenabschnitt dieselbe Krümmung mitmachen und sich ein wenig dem vorderen Eipol zukehren. Ich möchte nun hier den innigen Zusammenhang zwischen der Entwicklung der hinteren Amnionfalte und den ersten blastokinetischen Umlagerungen des Keimstreifens hervorheben, wobei wir selbstverständlich die Frage, welcher von diesen Vorgängen als verursachend und welcher als verursacht anzusehen ist, einstweilen offen lassen müssen.

In der übrigen Eiregion finden wir keine merklichen Veränderungen. Der Gastrulationsvorgang weist während dieser Entwicklungsphase einen Stillstand auf, und Querschnittserien geben uns fast dieselben Bilder, wie sie uns schon aus der Fig. 13 und 3 bekannt sind.

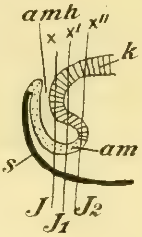
Wir wenden uns nun einem älteren Stadium zu, welches in bezug auf die Entwicklung der hinteren Amnionfalte einen bedeutenden Fortschritt erkennen läßt. Auf Grund der besichtigten Quer- und Sagittal schnittserien konnte man sich aber hier keine genaue Vorstellung über die topographischen Verhältnisse einzelner Organanlagen machen, so daß ich mich genötigt fühlte, eine Wachsrekonstruktion aus diesem Stadium anzufertigen, die mir erst eine genügende Aufklärung über verschiedene Entwicklungseinzelheiten gegeben hat.

Das Erforschen der Entwicklungsveränderungen in diesem Stadium wurde mir darum nicht leicht, weil ich, trotz der Besichtigung zahlreicher Schnittserien, nie Eier zu Gesicht bekommen konnte, bei denen der Keimstreifen parallel zur Eilängsachse zu liegen kam und ich somit nur auf solche mit einem schräg verlaufenden Keimstreifen verwiesen war. Die an diesem Stadium herrschenden Verhältnisse illustriert uns die auf Grund der Wachsrekonstruktion angefertigte Textfig. XI, welche den hinteren Eiabschnitt von der Ventralseite zeigt. Im Vergleich mit Textfig. X sehen wir, daß die nach oben offen stehende Amnionhöhle (*amh*) in querer Richtung etwas schmäler, dagegen in oro-aboraler etwas breiter geworden ist, und daß sie sich eine Strecke (was an Textfig. XII zu sehen ist) unter dem Keimstreifen nach vorn erweitert hat. Textfig. XII, die einen Sagittalschnitt durch das nämliche Stadium



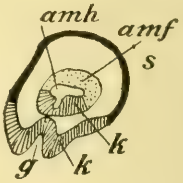
Textfig. XI.

Schematisierte Totalansicht des hinteren Eiabschnittes von der Ventralseite; *aml*, dritter Amnionlappen; die übrigen Buchstaben bedeuten dasselbe wie auf Textfigur X.



Textfig. XII.

Schematisierter Medianschnitt durch das Hinterende des Eies; *amh*, Amnionhöhle; *k*, Keimstreif; *s*, Serosa; *am*, Amnion.



Textfig. XIII.

Schematisierter Querschnitt durch ein Ei in der Nähe des hinteren Eipoles; *k*, Keimstreif; *am*, Amnion; *s*, Serosa.

darstellt, zeigt uns, daß der in den Dotter versenkte Keimstreifen jetzt nicht wie vorher der Dorsalseite, sondern dorsal und nach vorn zugewendet ist, und daß Hand in Hand damit auch die Amnionhöhle dieselbe Lage angenommen hat. Das Lumen der Amnionhöhle zeigt jetzt in verschiedenen Regionen eine ziemlich verschiedene Form. In der nach oben offen stehenden Partie, die an Textfig. XI zu sehen ist, erscheint die Amnionhöhle längs der Mediane am tiefsten, nach hinten aber und nach den Seiten wird sie allmählich seichter; dagegen in ihrem vorderen Abschnitt, welcher unter dem eingekrümmten Keimstreifen zu liegen kommt, erscheint ihr Lumen in dorsoventraler Richtung abgeflacht. Machen wir auf der Höhe, die uns an der Textfig. XII die Linie xJ andeutet, einen Querschnitt, so erhalten wir ein Bild, welches uns Fig. 5 darstellt. Wir erkennen hier eine tiefe Einstülpung, deren Lumen deutlich dreilappig ist, und die nach oben in den Keimstreifen übergeht. Stellen wir uns in die Lage des Keimstreifens, so erscheint der rechte Lappen dieses Lumens in der Form eines ziemlich dünnen Kanals, der nach außen mündet, während die zwei andern Lumenlappen, nämlich der linke und der mittlere, blind enden. Kombinieren wir nun jetzt miteinander die Textfig. XI und XII und den Querschnitt auf Fig. 5, so kommen wir zur folgenden Auffassung dieser Einstülpung: Der rechts gelegene Kanal stellt uns die Gastralrinne dar, die, da der Keimstreifen eingekrümmt ist, hier tangential getroffen wurde (Textfig. XII xJ), das übrige Lumen gehört der Amnionhöhle zu. Textfig. XIII zeigt uns einen weiter nach vorn gelegenen Schnitt wie Fig. 5; wir haben hier den Keimstreifen (Textfig. XII Linie $x_1 J_1$) zweimal getroffen. An diesem Querschnitt durch seinen Endabschnitt sehen wir die dorsoventral abgeflachte Amnionhöhle (*amh*), die ventralwärts in die Gastralrinne übergeht. Die Verhältnisse komplizieren sich noch mehr dadurch, daß man außer den beiden Amnionlappen, die vom vorherigen Stadium fast unverändert blieben, noch ein neues faltenförmiges Gebilde wahrnimmt, welches auf Textfig. XI mit einer punktierten Linie eingezeichnet ist. Die Falte entspringt links aus dem Boden der Amnionhöhle, erstreckt sich dann weiter dorsalwärts, teilweise die Amnionhöhle erfüllend, und bedeckt die letztere, wie auch beide Amnionlappenzipfel von oben deckelartig; rechts und links bleibt aber noch ein Teil der Amnionhöhle offen. Wir sehen somit, daß die ganze hintere Amnionfalte in diesem Stadium aus drei Teilen aufgebaut ist: Nämlich aus den zwei vorher beschriebenen Lappen und aus einem links gelegenen weit größeren Lappen. An älteren Stadien kommt es zur Verschmelzung aller drei Amnionlappen zu einer Amnionfalte, die den Keimstreifen von hinten und etwas von den Seiten umgibt und weiter gegen die Ventralseite des Eies vorwächst. Da sich am Hinterende des Eies links der linke Amnionlappen, wie auch der viel mächtigere dritte Amnionlappen entwickelt, während rechts nur der rechte Amnionlappen zur Entwicklung gelangt, sind wir zur Annahme berechtigt, daß die hintere Amnionfalte größtenteils aus der linken Partie des hinteren Keimectoderms aufgebaut wird, während die rechte einen geringeren Anteil daran hat.

Nachdem die hintere Amnionfalte schon mächtiger entwickelt erscheint, kommt es auch zur Anlage der seitlichen Amnionfalten. Sie entwickeln sich im Anschluß an die hintere Amnionfalte und treten somit zuerst in den hinteren Partien des Keimstreifens zum Vorschein, von wo sie sich langsam nach vorn verbreiten. In ihrer ersten Anlage haben sie das Aussehen von zwei über das Niveau der Eioberfläche erhobenen Wülsten, die knapp am Keimstreifen zu beiden Seiten zu liegen kommen. Fig. 8 zeigt uns einen Querschnitt von einem Stadium, an welchem sie noch ganz schwach angedeutet sind. Die äußere Wand dieser Wülste ist aus einem platten Epithel aufgebaut, während die innere aus bedeutend höheren Zellen zusammengesetzt ist. Da die innere Wand uns die eigentliche Amnionlamelle darstellt, während die äußere der künftigen Serosa angehört, so ist es klar, daß die erste dem Keimectoderm entstammt, während letztere sich bloß aus dem Hüllenectoderm entwickelt. Es besteht somit in der Entwicklung der seitlichen Amnionfalten und der hinteren Amnionfalte eine gewisse Differenz, die sich darin kennzeichnet, daß, während bei der letzteren nicht nur die innere Wand der Amnionfalte, sondern auch teilweise die äußere aus Keimectodermzellen zusammengesetzt ist, sich das Keimectoderm beim Aufbau der ersteren nur auf die innere Lamelle beschränkt. Im Gastrulationsvorgang hat sich an diesen Stadien wenig geändert. Im hinteren Keimstreifenabschnitt und im vorderen blieben die Verhältnisse ganz wie vorher, nur im mittleren erscheint die Gastralrinne, wie sich dies aus Fig. 8 ergibt, geschlossen, wobei aber das in Entwicklung begriffene untere Blatt noch einen sehr innigen Zusammenhang mit dem Ectoderm aufweist. Das untere Blatt besitzt an Querschnitten die Form eines Zellenhaufens, der an derselben Stelle liegt, wo vorher die Gastralrinne vorhanden war und sich noch gar nicht auf die Seiten des Keimstreifens ausbreitet.

An Stadien, an welchen sich die hintere Amnionfalte auf die Ventralseite des Eies umbiegt und nach vorn zu wachsen beginnt, verhalten sich, wie bekannt, die Keimstreifen sehr verschieden, denn während sich manche von ihnen der Länge nach ausstrecken und erst sekundär in die Dorsalkrümmung übergehen, bleiben andre in ihrer früheren Lage ungestört. Am lehrreichsten erscheinen Querschnittserien durch gerade gestreckte Keimstreifen, die wir vor allem ins Auge fassen wollen. Sie zeigen uns sowohl in der Entwicklung der Amnionfalten, wie auch der Gastrulation ganz bedeutende Fortschritte: Während die Gastralrinne in der mittleren Partie des Keimstreifens vollkommen verschwunden ist, sehen wir sie längs des hinteren Keimstreifenabschnittes an diesem Stadium viel stärker entwickelt. Sie hat im allgemeinen an Tiefe zugenommen und erscheint am tiefsten eine kurze Strecke vor dem hinteren Ende des Keimstreifens, von welcher Stelle sie nach vorn und nach hinten immer seichter wird. An den Stellen, wo die Gastralrinne eine größere Tiefe erreicht, ist sie schmäler, aber an andern, wo die Einstülpung seichter ist, stehen ihre Ränder weiter voneinander ab. Auf

Grund von lückenlosen Querschnittserien kann man ganz sicher behaupten, daß die Gastralrinne nach hinten bis zum Ende des Keimstreifens reicht und hier unmittelbar in die Amnionlamelle übergeht. Fig. 19 zeigt uns einen Querschnitt durch die hintere Region des Keimstreifens. Wir sehen hier, daß das Lumen der Gastraleinstülpung gegen die Amnionhöhle schmäler, gegen den Dotter aber keulenartig erweitert ist. Die Seitenplatten sind verhältnismäßig schmal und ungleich breit, indem die linke die rechte etwas an Breite übertrifft. Diese Asymmetrie in der Entwicklung der Seitenplatten, die seitens Friederichs oft hervorgehoben wurde, konnte ich auch in vielen Fällen wahrnehmen, und ich muß hinsichtlich dieser Frage seinen Angaben vollkommen beistimmen. Die Seitenplatten, die hier aus einem hohen cylindrischen Epithel aufgebaut sind, gehen zu beiden Seiten ohne scharfe Grenze in die Amnionlamelle über, welch' letztere ihnen an Dicke vollkommen gleich steht und dadurch ihre Angehörigkeit zum Keimectoderm aufs deutlichste zutage legt. In der mittleren Partie des Keimstreifens dauert die Zellenwucherung fort, und sie scheint sogar an Intensität zugenommen zu haben. Fig. 9 zeigt einen Querschnitt durch die nämliche Region. Wir sehen hier, daß die Seitenplatten sich an der Eioberfläche geschlossen haben, längs der Mediane aber ohne Grenze in das untere Blatt übergehen. Letzteres hat die Gestalt einer ovalen Zellenanhäufung, die ziemlich weit in den Dotter hineinragt. Wir sehen auch an dieser Figur, daß die Entwicklung der seitlichen Amnionfalten bedeutend vorgeschritten ist und daß es zur Ausbildung mächtiger Amnionwülste kam, die sich medianwärts einkrümmen. Ihre äußere Wand besteht, wie vorher, nur aus Hüllenectoderm, während die innere viel dicker ist und fast ohne Grenze in die Seitenplatten des Keimstreifens übergeht. Im ersten Drittel des Keimstreifens treffen wir wiederum eine Rinne an, die aber im allgemeinen seichter als die im hinteren Abschnitt des Keimes ist. Sie erreicht ihre größte Tiefe in der hinteren Kopflappenregion, während sie nach vorn und hinten allmählich seichter wird. Längs dieser Gastralrinne wird die median liegende Epithelpartie unter die Eioberfläche verdrängt und bildet die Anlage des sog. unteren Blattes. Fig. 22 und 21 stellen uns Querschnitte durch die Kopfregion dar. Der mehr hintere Querschnitt auf Fig. 21 zeigt uns die Gastralrinne ganz deutlich, wobei ihr Boden etwas dicker von den Seitenwänden und Seitenplatten erscheint; es muß also wahrscheinlich auch hier neben einer Zelleneinstülpung auch eine Zellenwucherung stattfinden. Der mehr vordere Querschnitt auf Fig. 22 zeigt uns die Gastralrinne ganz schwach entwickelt. Eines muß hinsichtlich der Gastralrinne im vorderen Keimstreifdrittel hervorgehoben werden, nämlich dies, daß hier diese nicht wie am Hinterende bis an den Rand des Keimstreifens reicht, sondern eine kurze Strecke zuvor aufhört, an welcher Stelle es (Fig. 12) zu einer regeren Wucherung der Zellen kommt, die teilweise nach vorn verschoben werden. An diesen Schnitten können wir auch die Entwicklung der vorderen Amnionfalte studieren, die hier schon etwas vorgeschritten erscheint. Ähnlich wie bei andern Insekten legt sie sich in Form von zwei Wülsten an, die vor und an den Seiten der Kopflappen zum Vorschein kommen und sich später zu einer Falte vereinigen. Diese Falte ist schon auf einer kurzen Strecke entwickelt, auf Fig. 22 haben wir sie quer getroffen. Wir sehen hier, daß die Amnionlamelle auch in dieser Eiregion aus cylindrischem Keimectodermepithel aufgebaut ist und ohne Grenze in die Seitenplatten des Keimstreifens übergeht. Nach hinten schließt die vordere Amnionfalte an die seitlichen Amnionfalten an, und der Querschnitt auf Fig. 21 befindet sich etwa auf der Höhe, wo die erstere in die letzteren übergeht. Die Seitenfalten sind hier viel mächtiger wie in der mittleren Partie des Keimstreifens entwickelt und krümmen sich medianwärts gegenseitig zu. Vergleichen wir die vordere Amnionfalte auf diesem Stadium mit der hinteren, so ergeben sich, abgesehen von der Größendifferenz, gewisse Unterschiede in ihrem Bau: Die erste erscheint in dorsoventraler Richtung dünn, indem die innere und äußere Lamelle dicht aneinander anliegen, die zweite weist dagegen in der nämlichen Richtung eine viel bedeutendere Dicke auf, die durch das Eindringen des Dotters zwischen die äußere und innere Lamelle bedingt wird.

An diesem Stadium erreicht die Gastralrinne sowohl vorn wie auch hinten ihre größte Tiefe, die aber, worauf ich aufmerksam machen will, oft ziemlich starken individuellen Schwankungen unterliegt. In den meisten Fällen ist ihr Bau so, wie dies vorher dargestellt wurde, in einigen konnte ich sie sowohl im ersten wie auch im letzten Keimstreifendrittel an manchen Eiern viel tiefer finden. Auf Fig. 17 ist ein Querschnitt durch den hinteren Keimstreifenabschnitt abgebildet, an welchem die Gastraleinstülpung viel mächtiger entwickelt ist wie auf Fig. 19. Der ventrale, der Amnionhöhle zugekehrte Teil der Gastralrinne ist eng und sieht am Querschnitt kanalartig aus, dorsal erweitert er sich dagegen bedeutend und geht in ein geräumigeres Lumen über. Die seitlichen Wände der Gastraleinstülpung sind aus einer Zellenschicht aufgebaut, während am Boden die Zellen oft übereinander gedrängt sind, wodurch dieser Teil der Gastralrinne etwas dicker erscheint. Im Vergleich mit Fig. 19 sind auf Fig. 17 auch die ectodermalen

Seitenplatten viel breiter, und ihr Epithel ist aus höheren Zellen zusammengesetzt wie das des Amnions.

Ganz ähnlich wie bei den gerade gestreckten Keimstreifen verläuft der Gastrulationsvorgang in diesem Stadium auch bei den eingekrümmten, so daß wir auf eine nähere Beschreibung dieses Prozesses bei den letzteren verzichten können.

An älteren Stadien ist die Gastralrinne im vorderen Eidrittel fast vollkommen verschwunden, nur in der Kopflappenregion kann man noch eine ganz seichte Rinne wahrnehmen, deren Boden sehr dick ist, was auf eine rege Zellenwucherung hindeutet. In der weiter nach hinten gelegenen Region, wie auch in der ganzen mittleren Partie des Eies hat der unter das Ectoderm verdrängte Zellenstrang an Querschnitten die Form eines ovalen oder keilförmigen Gebildes, welches ventral ohne Grenze in das Ectoderm übergeht, während es dorsalwärts in den Dotter vorragt. Fig. 27 stellt uns einen Querschnitt durch das letzte Eidrittel dieses Stadiums, an welchem der dorsalwärts stärker eingekrümmte Keimstreifen zweimal getroffen wurde, dar. Von der Ventralseite sehen wir den Querschnitt durch den hinteren Teil der mittleren Keimstreifenregion, wo der Gastrulationsvorgang solche Verhältnisse darstellt, wie dies eben beschrieben wurde, von der Dorsalseite haben wir aber den Querschnitt durch den hinteren Abschnitt abgebildet. Wir sehen, daß sich die Gastralrinne hier noch erhalten hat und daß sie dieser in dem jüngeren Stadium (Fig. 18) fast vollkommen gleich ist; nur die ectodermalen Seitenplatten haben sich etwas verbreitert und die Amnionhöhle in dorsoventraler Richtung abgeflacht. An diesem Stadium kam es auch schon zur Vereinigung sämtlicher Amnionfalten, die an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Keimstreifendrittel stattgefunden hat. Durch die Vereinigung der Amnionfalten kam es zur Entwicklung des Amnions, das jetzt den ganzen Keimstreifen von seiner Ventralseite umgibt. Die Einkrümmung und das Längenwachstum des Keimstreifens verursachte eine Dehnung des Amnions, wodurch sein Aussehen etwas geändert wurde. Während es nämlich in der vorderen und hinteren Keimstreifenregion seine frühere Dicke noch beibehalten hat, erscheint es längs der mittleren Keimstreifenpartie schon viel dünner und aus kubischen oder platten Zellen zusammengesetzt, wie wir dies am ventral liegenden Querschnitt auf Fig. 27 sehen können. Durch das an älteren Stadien fortschreitende Längenwachstum des Keimstreifens wird das Amnion noch stärker gedehnt und verwandelt sich endlich auf seiner ganzen Länge in ein dünnes Häutchen, das aus spindelartig ausgezogenen Zellen aufgebaut ist.

Ein älteres Entwicklungsstadium zeigt in dem Gastrulationsvorgange insoweit einen Fortschritt, daß sich hier auch im hinteren Abschnitte die Gastralrinne geschlossen hat. Während aber in den übrigen Keimstreifenregionen gleichzeitig mit dem Verlöten der Blastoporusränder auch das Lumen der Einstülpung verschwindet, bleibt letzteres in dieser Gegend noch eine gewisse Zeit erhalten. Fig. 10 stellt uns einen Querschnitt durch die hintere Keimstreifenpartie dar. Es kam hier zur Verlötung der Blastoporusränder nur in dem der Amnionhöhle zugekehrten Teil, während der mehr dorsal gelegene Abschnitt der Gastralrinne sich erhalten hat und jetzt die Form eines rundlichen, allseitig begrenzten Lumens besitzt. Da sich dieses auf einige Schnitte nach vorn und nach hinten zu erstreckt, sind wir berechtigt, den hinteren Abschnitt des unteren Blattes als ein röhrenförmiges, luminöses Gebilde anzusehen, wobei wir dem Lumen den morphologischen Wert einer Urdarmhöhle beilegen möchten. Im übrigen hat sich am Keimstreifen wenig geändert, nur auf der Höhe der Kopflappen, an der Stelle, wo sich zukünftig das Stomodäum entwickelt, erscheint das noch mit dem Ectoderm zusammenhängende untere Blatt etwas stärker entwickelt. Fig. 15, die einen Querschnitt aus dieser Region darstellt, zeigt uns das untere Blatt in Form einer größeren Zellenanhäufung, welche den Dotter vom Keimstreifen teilweise zurückgedrängt hat. Von einer Gastralrinne ist hier keine Spur mehr geblieben.

Durchmustern wir Querschnittserien durch ein etwas älteres Stadium, so erkennen wir, wie uns dies Fig. 16 zeigt, daß die Urdarmhöhle vollkommen verschwunden ist. Der dorsal gelegene Querschnitt auf Fig. 16, welcher eben den hinteren Keimstreifenabschnitt getroffen hat, zeigt uns das untere Blatt in Form einer kompakten Zellenmasse, die nach unten in den Dotter eingekeilt ist, aber nach oben ohne jede Grenze in das Ectoderm übergeht. Ähnliche Verhältnisse herrschen auch zwischen den Keimblättern in der mittleren Keimstreifenregion, worüber uns der ventral gelegene Querschnitt auf Fig. 16 belehrt. In dem vorderen Keimstreifendrittel kam es darunter zur Trennung beider Keimblätter, indem zwischen Ectoderm und dem unteren Blatte eine deutliche Grenze zum Vorschein kam.

Diese Trennung beider Keimblätter schreitet in den älteren Stadien fort, indem sich zwischen ihnen eine Grenze zuerst in der mittleren Partie des Keimstreifens entwickelt und erst zuletzt auch im hinteren Abschnitte. Hand in Hand damit, wie die Grenze zwischen dem Ectoderm und dem unteren Blatte zum Vorschein tritt, ändert letzteres seine Form. Von einem rundlichen, median liegenden Zellenstrang wandelt es sich größtenteils in eine Platte um, die auf beiden Seiten des Keimstreifens sich verbreitet und somit seine ganze Breite einnimmt. Fig. 14, 25 und 24 illustrieren uns diese Verhältnisse. Fig. 25 zeigt uns einen Querschnitt durch die mittlere Keimstreifenregion, an welcher das untere Blatt aus einer Zellenschicht aufgebaut ist, die an Breite dem Ectoderm wenig nachsteht. Fig. 14 stellt uns einen Querschnitt durch den hinteren Teil der Kopflappenregion vor. Hier kann man am unteren Blatte drei Abschnitte unterscheiden, nämlich zwei lateral gelegene, die aus einer Zellenschicht aufgebaut, und einen dickeren medianen, der aus mehreren übereinander liegenden Zellen zusammengesetzt ist. Fig. 24 illustriert uns endlich einen Querschnitt durch das Hinterende des Keimstreifens, wo das untere Blatt etwas stärker entwickelt ist und das vorgewölbte Ectoderm von innen erfüllt. Rekonstruieren wir auf Grund von Querschnittserien die Form des unteren Blattes auf diesem Stadium, so ergibt sich folgendes: In dem vorderen Teil der Kopflappenregion ist es plattenartig, in dem hinteren dieser wird es dreiteilig, in der ganzen mittleren Region hat es die Gestalt einer Platte, und am Hinterende bildet es eine größere Anhäufung.

Während der weiteren Entwicklung differenziert sich das untere Blatt längs der ganzen mittleren Region bis knapp an das Hinterende in drei Streifen, von denen der mittlere aus einer Zellenschicht besteht, während die seitlichen dicker und aus zwei Zellenschichten zusammengesetzt sind. Fig. 35 stellt uns einen Querschnitt durch die mittlere Region des Keimstreifens dar, und wir können an ihr deutlich im unteren Blatt die mediane einschichtige Platte von den seitlich gelegenen zweischichtigen Zellensträngen unterscheiden. Dieser median gelegene dünnere Streifen geht nach vorn und nach hinten in die etwas stärker ausgebildeten, vorher beschriebenen Zellenanhäufungen über, während die Seitenplatten der mittleren Keimstreifenpartie als Fortsetzung der schon vorher erwähnten, lateral gelegenen Abschnitte in der Kopfregion aufzufassen sind.

Um in den vorher eingehend beschriebenen Gastrulationsvorgang eine bessere Einsicht zu gewinnen, erlauben wir uns ihn folgendermaßen kurz zusammenzufassen: Der Gastrulationsvorgang kommt bei *Donacia* durch eine rinnenartige Einstülpung zustande, die sich von der Stelle, wo das Stomodäum angelegt wird, bis an das hintere Ende des Keimstreifens erstreckt, aber nicht in allen Keimstreifenregionen gleichzeitig auftritt. Zuerst entwickelt sie sich in der mittleren Keimstreifenregion, später verbreitet sie sich auf den hinteren Abschnitt des Keimstreifens, und erst zuletzt, nachdem sie in der mittleren Keimstreifenpartie schon vollkommen verschwunden ist, erscheint sie auch im ersten Keimstreifendrittel. An älteren Stadien kommt es dann zum Abschluß der Blastoporusränder zuerst in der Kopflappenregion und zuletzt im letzten Keimstreifendrittel, wo sich im Bereiche des unteren Blattes noch ein Lumen erhält, welches als Urdarmhöhle aufzufassen ist. Nachdem dieses Lumen verschwunden ist, kommt zwischen dem Ectoderm und dem unteren Blatte eine deutliche Grenze zum Vorschein, die wir zuerst in der mittleren, später in der vorderen und zuletzt in der hinteren Keimstreifenpartie zu Gesicht bekommen. Damit ist die vollkommene Abschnürung des unteren Blattes vollzogen; letzteres ist als primäres Entoderm zu deuten. Dieses differenziert sich in einen median liegenden Streifen, der nach vorn und hinten in zwei Zellenanhäufungen übergeht, — das sekundäre Entoderm — und in zwei seitliche Streifen, die das Mesoderm darstellen. Auf die Frage über den morphologischen Wert des unteren Blattes und seiner Differenzierungsprodukte näher einzugehen, halte ich an dieser Stelle für überflüssig, da ich meine diesbezüglichen Anschauungen, die von denen vieler neuerer Autoren differieren, schon in meiner früheren Arbeit, vor einem Jahre, eingehender zu begründen trachtete.

Es bleibt uns nur noch in diesem Kapitel übrig, unsre Angaben mit denen Friederichs' zusammenzustellen, den Gastrulationsvorgang, die Hüllenbildung und die Differenzierung des primären Entoderms mit den analogen Vorgängen bei andern Coleopteren und teilweise bei andern Insektengruppen zu vergleichen und alle Eigentümlichkeiten der *Donacia*-Entwicklung hervorzuheben. Es fragt sich nun vor allem, ob sämtlichen bis jetzt untersuchten Coleopteren eine Gastralrinne zukommt oder nicht? Soweit mir die betreffende Literatur bekannt ist, kann ich nur drei Fälle angeben, wo eine solche nicht beobachtet wurde, nämlich Lecaillon konnte sie bei *Agelastica* und *Gastrophysa* und Czerski bei *Meloe violaceus* nicht feststellen, sonst wurde sie bei allen übrigen Species beobachtet, und sie kann somit als eine stark in dieser Insektengruppe verbreitete Erscheinung angesehen werden. Nach den Angaben Czerskis entsteht das untere Blatt bei *Meloe* nur durch Zellenwucherung, während Lecaillon den nämlichen Vorgang folgendermaßen beschreibt: »Chez l'*Agelastica alni*, il se produit probablement une prolifération cellulaire, et, chez le *Gastrophysa raphani* une bande cellulaire qui se détache sur ses bords pour pénétrer à l'intérieur.« Dagegen eine rinnenartige Einstülpung konnte Kowalewski und Heider bei *Hydrophilus*, Graber bei *Lina* und *Melolontha*, Nusbaum bei *Meloe proscarabaeus*, Lecaillon bei *Clythra laeviuscula*, *Chrysomela menthastri*, *Lina tremulae* und *Lina populi*, Friederichs und ich bei *Donacia* und Wheeler bei *Doryphora* feststellen. Lecaillon betont deutlich: »Comme on l'a vu, il apparaît une invagination typique sous forme de gouttière chez le *Clythra* . . ., *Chrysomela* . . ., *Lina* . . .«. Ihre Anlage und ihr Abschluß gestalten sich aber bei verschiedenen Coleopterenspecies ziemlich ungleich. Im Gegensatz zu meinen Angaben, wo ich von einer Gastralrinne in der mittleren Keimstreifenpartie spreche und sie abbilde, schildert Friederichs bei *Donacia* den nämlichen Vorgang folgendermaßen: »Der Beginn der Bildung des Mesoderms (Friederichs deutet die Entwicklung des unteren Blattes nur als Mesodermbildung) . . . setzte etwas hinter der Mitte des Eies ein, indem die Zellen der Mittelplatte einwucherten.« Hinsichtlich des Gastralrinnenabschlusses sind meine Beobachtungen auch nicht vollkommen mit den seinigen einig. An einem Stadium, an welchem der hintere Abschnitt schon etwas dorsalwärts eingeschlagen ist, findet Friederichs die Gastralrinne geschlossen. Er sagt das ausdrücklich: »Die Seitenplatten sind hier bereits über dem Mesoderm geschlossen.« Nach meinen Angaben dauert aber, was ich auch auf Figuren dargestellt habe, die Gastralrinne noch fast während der ganzen Dorsalkrümmung und verschwindet erst, nachdem die letztere ihrem Maximum nahe steht. Auch von einem Lumen im Bereiche des unteren Blattes finden wir bei Friederichs keine Erwähnung. Diese Verschiedenheit zwischen meinen und den Friederichsschen Angaben könnte nur, wie mir scheint, dadurch erklärt werden, daß dem letztgenannten Autor (wie wir vermuten) vielleicht manche Zwischenstadien unbekannt blieben, wodurch eben die Vorstellung des ganzen Gastrulationsvorganges nicht hinreichend genau ausfallen konnte.

Bei *Meloe proscarabaeus* beschreibt Nusbaum den Gastrulationsvorgang in folgenden Worten[1]: Gastrulacya występuje na całej długości paska zarodkowego; w tylnej i środkowej części paska . . . formuje się . . . rynienka, na mniej więcej zaś jednej trzeciej przedniej części paska zarodkowego nie tworzy się rurka, lecz entoderma oddziela się w postaci pełnego sznurka komórek.« Über den Abschluß der Gastralrinne sagt er[2]:

---

[1] »Die Gastrulation findet längs des ganzen Keimstreifens statt; in der mittleren und hinteren Region des Keimstreifens kommt es zur Entwicklung einer Gastralrinne, im ersten Keimstreifendrittel differenziert sich das Entoderm in Form eines kompakten Zellenstranges, während eine Rinne fehlt.«

[2] »Zum Abschluß gelangt die Gastralrinne zuerst am Hinterende, später in der mittleren Region, in der Mitte des hinteren Keimstreifenabschnittes schließt sich der Blastoporus zuletzt.«

»...zamykanie się rowka odbywa się najwcześniej na samym tyle, pözniej ... bliżej przedniego końca rowka ...; po środku tylnej okolicy paska ... rowek zamyka się ... najpóźniej.« Im Vergleich mit der Gastrulation bei *Donacia* zeigt *Meloe* folgende Unterschiede: Es fehlt ihr die Gastralrinne im ersten Eidrittel, und ihr Abschluß zeigt sich zuerst am Hinterende, während er bei *Donacia* eben zuletzt dort zustande kommt. Viel mehr Ähnlichkeit mit *Donacia* zeigt der nämliche Vorgang bei *Clythra* (nach den Angaben LECAILLONS): »Au debut la bande mésodermique partiellement invaginée offre l'aspect d'une large gouttière qui s'étend en longeur sur presque toute la face ventral de l'embryon.« Und eine Seite weiter lesen wir: »Cette fermeture de la gouttière mésodermique se fait à peu près simultanément sur toute la région moyenne ventrale; en avant et en arrière par suite des phénomènes spéciaux qui se produisent dans ces régions, la fermeture est plus tardive.« Wir sehen also, daß hinsichtlich der Länge der Gastralrinne und ihres Abschlusses *Donacia* und *Clythra* sich sehr nahe stehen. Ähnlich wie bei *Donacia* entwickelt sich das untere Blatt nicht nur durch Einstülpung, sondern auch durch Zellenwucherung am Boden der Gastralrinne, was in der Arbeit LECAILLONS auch an einigen Stellen angedeutet ist. Dieselbe Ähnlichkeit wie *Clythra*, zeigt mit der Gastrulation bei *Donacia* auch *Hydrophilus* (HEIDER), bei welch letzterer Form nach dem Abschlusse des Blastoporus auch noch ein Lumen im Entoderm zu sehen ist, welches erst später verschwindet.

Wir wenden uns jetzt der Frage zu, welcher Teil des Keimectoderms am Aufbau des primären Entoderms in der mittleren Keimstreifenregion bei Coleopteren beteiligt ist, ist es nur die Mittelplatte oder sind es vielleicht teilweise auch die Seitenplatten? LECAILLON äußert sich darüber folgendermaßen: »La bande médiane s'invagine, tandis que les bandes latérales se rapprochent et s'unissent sur la ligne médiane ventrale pour constituer une couche unique qui se place au dessus de la bande mésodermique invaginée.« Ähnliches finden wir in der Arbeit HEIDERS: »Der nächste ... Vorgang ist nun der, daß die in Rede stehende Platte in die Tiefe rückt und sich zu einem Rohr einkrümmt.« Ähnliches sagt weiter FRIEDERICHS: »Die Seitenplatten tragen später zur Bildung des Amnions bei und liefern samt der Serosa die Anlage des ... Ectoderms, die Mittelplatte des Mesoderms.« Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich diesen Angaben nicht vollkommen beistimmen, indem ich wiederholte Male an Querschnittserien den Anteil der Seitenplatten neben dem der Mittelplatte am Aufbau des Entoderms beobachten konnte; an der Grenze der Mittelplatte findet nämlich in den Seitenplatten eine Zellenwucherung statt, die zur Vergrößerung des entodermalen Zellenmaterials beiträgt. Hinsichtlich dieser Frage befinde ich mich in Übereinstimmung mit den Angaben HEYMONS', der auch bei Insekten mit wohl entwickelten Mittel- und Seitenplatten den Anteil letzterer sicher stellt. So sagt er über die Gastrulation von *Phyllodromia*: »Die Mesodermbildung . . . beginnt . . . in den Seitenplatten . . . . Erst später . . . trennen sich im Bereiche der Mittellinie ebenfalls Mesodermelemente ab.« Und ähnliches finden wir in seiner Arbeit auch über die Gastrulation bei *Gryllotalpa*.

In bezug auf die weitere Entwicklung des unteren Blattes sind heute zweierlei Ansichten herrschend. Während nach den Angaben mancher Autoren sich dieses nur in zwei seitlich gelegene Streifen differenzieren soll, die sämtlich das Material für die künftigen Mesodermdivertikel liefern, beschreiben andre noch einen medianen Streifen, der zwischen den seitlichen zu liegen kommt und der sich durch seinen Bau deutlich von den zwei übrigen unterscheidet. Zu den ersteren gehört GRABER, der zwar die Entwicklung des unteren Blattes als einen Gastrulationsvorgang deutet, dennoch aber als Entoderm nur die an den beiden Keimstreifenpolen gelegenen, bei vielen Insekten beschriebenen stärkeren Zellenanhäufungen betrachtet, während die ganze mittlere Keimstreifenpartie vollkommen des Entoderms entbehren und nur Mesoderm besitzen soll. Auf Grund seiner Untersuchungen an *Lina* kommt er zum Schluß: »Die Ptychoblastmetameren sind bei *Lina* alle mit Ausnahme . . . des procephalen und analen Abschnittes rein mesodermatische Bildungen . . . während die genannten zwei Segmente . . . außer dem Mesoderm . . . zugleich die Entodermanlage enthalten.« Diese Anschauung äußerte schon vorher KOWALEWSKY und andre ältere Forscher, und ihnen hat sich später auch WHEELER auf Grund seiner Untersuchungen an *Doryphora* angeschlossen. Diesen Anschauungen konnte RABL, obwohl nicht auf eigne Studien gestützt, eine andre Meinung entgegenstellen: »Das Mesoderm besteht . . . aus zwei symmetrischen Platten, die den schmalen medianen Entodermstreifen zwischen sich fassen.« Die erste sichere Tatsache, die die theoretischen Vermutungen RABLS bestätigte, gab uns NUSBAUM, indem er bei *Meloe* einen medianen Streifen feststellen konnte, der nicht zum Aufbau der Mesodermdivertikel aufgebraucht wird. Eine Dreiteilung des unteren Blattes hat später HEYMONS bei Dermapteren und Orthopteren sichergestellt, und dieselben Verhältnisse konnten später LECAILLON und CZERSKI an einigen Coleopterenspecies beobachten. Aus drei Streifen ist ferner das untere Blatt, wie ich mich überzeugt habe, auch bei den

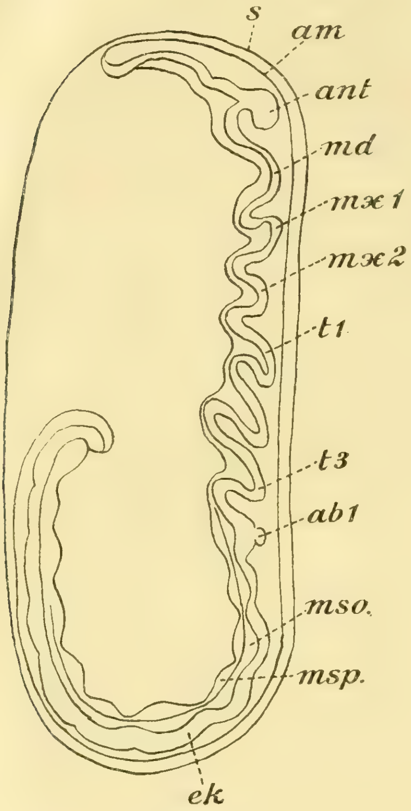
Lepidopteren zusammengesetzt, was später SCHWANGART bei *Endromis* gesehen hat. Auf Grund meiner letzten Untersuchungen an *Donacia* kann ich auch die Dreiteilung des unteren Blattes bestätigen, wobei ich mich mit FRIEDERICHS in Übereinstimmung befinde. Meine Angaben differieren von den seinigen nur insofern, daß er an den beiden Enden des Keimstreifens keine stärkeren Zellenansammlungen beobachten konnte, während ich mich von ihrer Anwesenheit aufs sicherste überzeugt und sie auf Figuren abgebildet habe. Obwohl nun die Annahme, daß das untere Blatt aus drei Streifen zusammengesetzt ist, in den letzten Zeiten immer mehr Anhänger zählt, bleibt doch die Frage über den morphologischen Wert dieses Keimblattes noch immer strittig, und nur das genaue Erforschen seines Anteiles am Aufbau des Embryos wird vielleicht in der Zukunft eine einige Auffassung ermöglichen.

Die Entwicklung der Eihüllen bietet bei *Donacia* eine Reihe von Vorgängen, die, wie mir scheint, bei andern Insekten nicht vorkommen und die als charakteristisch für diese Species angesehen werden müssen. Hier ist vor allem die Ausbildung der hinteren Amnionfalte zu erwähnen, die, wie bekannt, in den jüngeren Stadien einen paarigen Bau aufweist, aber später dreilappig erscheint, wobei alle drei Lappen an noch älteren Stadien miteinander verschmelzen und die Amnionfalte ihr definitives Aussehen gewinnt. Aus den Angaben FRIEDERICHS' scheint es sich zu ergeben, daß er die Anlage der vorderen Amnionfalte als unpaarig betrachtet, während ich sie als paarig sicher feststellen konnte und mich hinsichtlich dieser Frage in Übereinstimmung mit NUSBAUM, HEYMONS u. a. befinde. Daß das gesamte Amnion sich aus dem Keimectoderm entwickelt, haben FRIEDERICHS und ich hinreichend bewiesen, und eine ähnliche Meinung treffen wir in der Arbeit GRABERS: »Von den beiden Lamellen dieser Falte (d. i. der Amnionfalte), entsteht nun im allgemeinen die innere oder die entoptychische Lamelle ganz oder doch zum Teil aus der Blastozone.« Solche Verhältnisse hat GRABER bei *Lina*, *Melolontha* und *Pyrrhocoris*, PATTEN bei Phryganiden und HEIDER bei *Hydrophilus* beobachtet. Im Gegensatze dazu scheint in manchen Fällen das Amnion dem Hüllenectoderm zu entstammen, was nach den Angaben KOWALEWSKYS und TICHOMIROWS und den meinigen bei den Lepidopteren Platz hat. In der Arbeit HEYMONS' ist die Entwicklung der Amnionfalten ganz kurz gefaßt, so daß wir uns über ihre Herkunft keine genauere Vorstellung machen können; und doch wäre bei *Forficula* und bei manchen Orthopteren, die, wie bekannt, deutlich eine Mittelplatte und zwei Seitenplatten aufweisen, ein genaueres Studium dieses Vorganges ziemlich interessant.

Die phylogenetische Entwicklung der Eihüllen bei den Insekten wurde seitens Heymons' vollkommen klar gelegt, und wir möchten in der keimectodermalen Herkunft des Amnions bei vielen Formen einen Beweis dafür sehen, daß sich während der phylogenetischen Entwicklung der Tracheaten ein großer Teil des Keimectoderms in provisorische Hüllenlamellen, das Amnion und die Serosa, umdifferenziert hat, die vom Aufbau des Embryos ausgeschlossen sind.

VI. Differenzierung des Mesoderms, Entwicklung des Darmtractus und der Blutzellen.

Sobald die Differenzierung des primären Entoderms in das mediane, sekundäre Entoderm und die lateralen Mesodermstreifen eingetreten ist, findet gleich darauf im Bereiche des Mesoderms eine Differenzierung desselben statt. Wie wir es schon aus dem vorigen Kapitel erfahren haben, erscheinen die lateralen Mesodermstreifen zweischichtig, hier muß nun bemerkt werden, daß dieser zweischichtige Bau nicht in allen Keimstreifenregionen mit derselben Deutlichkeit zu erkennen ist. Zuerst und am deutlichsten werden wir seiner in den ersten Abdominalsegmenten gewahr, während in den hinteren Abdominalsegmenten, sowie auch in der thoracalen Region, das Mesoderm den medianen einschichtigen Entodermstreifen zwar bedeutend an Dicke übertrifft, seine Elemente aber gar keine epitheliale Anordnung zeigen, sondern ganz unregelmäßig übereinander zu liegen kommen. An etwas älteren Stadien tritt schon deutlich der metamere Bau des Mesoderms auf. Die zuerst fast überall gleich dicken Mesodermstreifen erscheinen auf der Höhe einzelner Körpersegmente mächtiger entwickelt, während sie in den intersegmentalen Partien eine viel geringere Dicke aufweisen. Auf der Höhe der Thoracalregion sind die segmentalen Mesodermanschwellungen, wie vorher, aus unregelmäßig über- und nebeneinander liegenden Zellen aufgebaut, dagegen bleibt in der Abdominalpartie nach eingetretener Mesodermsegmentierung der zweischichtige Bau der lateralen Mesodermstreifen erhalten. Besichtigen wir an Längsschnitten das schon deutlich segmentierte Mesoderm in der Abdominalregion (Textfig. XIV), so erkennen wir, daß es sowohl in den segmentalen wie auch in den intersegmentalen Partien zweischichtig ist, nur sind in den ersteren beide Zellschichten aus kubischen Elementen aufgebaut, wodurch ihre bedeutendere Dicke bedingt wird, während in den letzteren die nämlichen Schichten ein stark abgeplattetes Epithel aufweisen. In der gnathalen Region tritt die Mesodermsegmentierung ganz deutlich zum Vorschein, indem einem jeden Ectodermsegment ein Mesodermmetamer zukommt, in der procephalen Region ist dagegen der metamere Bau des Mesoderms etwas verwischt. Das Mesoderm erscheint auf der Höhe des Präantennalsegments einschichtig und geht allmählich ohne scharfe Grenze in das mehrschichtige Mesoderm im Antennensegment über; viel deutlicher ist das zu beiden Seiten der Entodermanhäufung im Intercalarsegment gelegene Mesoderm nach vorn und nach hinten abgegrenzt, wobei es ähnlich den Abdominalsegmenten auch deutlich zwei Zellenschichten aufweist. Ähnlich wie bei andern Insekten liegen auch bei *Donacia* die Mesodermmetameren nicht ganz auf derselben Höhe mit den ectodermalen Körperabschnitten, sondern erscheinen etwas nach hinten verschoben, was am deutlichsten an Längsschnitten in den mittleren Abdominalsegmenten zu erkennen ist. Die Mesodermsegmentierung, wie sie eben beschrieben wurde, findet in der procephalen, gnathalen und thoracalen Region, sowie auch in den vorderen und mittleren Abdominalsegmenten fast gleichzeitig statt, dagegen erscheint sie erst später in den letzten Abdominalsegmenten, wo die Mesodermzellen, wie vorher so auch jetzt, keine regelmäßige Anordnung zeigen.



Textfig. XIV.

Schematisierter Längsschnitt (aus einigen Schnitten kombiniert), durch ein Ei; *s*, Serosa; *am*, Amnion; *ant*, Antenne; *md*, Mandibel; mx_1, erste, mx_2, zweite Maxille; t_1, erstes, t_3, drittes Thoracalbein; ab_1, Anhang am 1. Abdominalsegment; *mso*, somatisches; *msp*, splanchnisches Mesoderm; *ek*, Ectoderm.

An einem etwas älteren Stadium konnte ich am Mesoderm nur ganz geringe Veränderungen wahrnehmen; im Gegensatze zu dem jüngeren Stadium zeigten die Mesodermmetameren auch in der thoracalen Region einen zweischichtigen Bau; diese Zweischichtigkeit des Mesoderms treffen wir hier aber nicht auf der ganzen Breite der lateralen Mesodermstreifen an, sondern nur in ihrer seitlichen Partie, während die medianwärts gelegene vollkommen unverändert blieb.

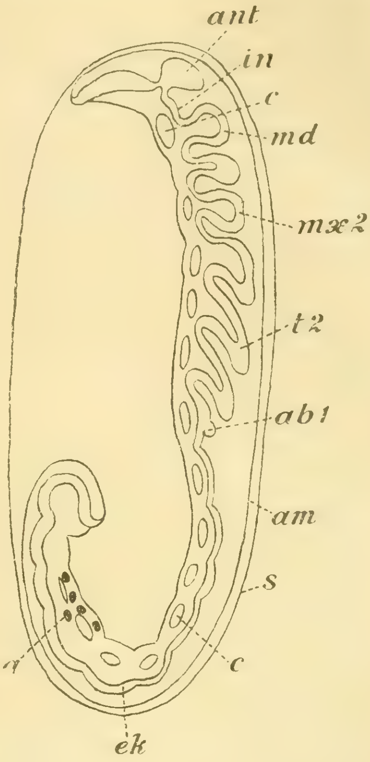
Kurz darauf kommt es zur Entwicklung der Cölomsäcke. Sie erscheinen zuerst in der thoracalen Region, etwas später in den ersten Abdominalsegmenten und zuletzt in den gnathalen und procephalen, sowie auch in den weiter nach hinten gelagerten Abdominalmetameren. In den Thoracalsegmenten besitzen sie an Querschnitten ein rundliches Lumen, welches ganz lateral gelegen ist und dorsal von einer Zellenschicht begrenzt wird, während die ventrale und mediane Wand des Cölomsäckchens etwas dicker erscheint und keine deutliche epithelartige Anordnung ihrer Elemente aufweist. Dadurch kam es zur Differenzierung des Mesoderms in ein splanchnisches Blatt, welches die dorsale Wand des Cölomsäckchens aufbaut und in ein somatisches, welches das Cölomlumen lateral und ventral begrenzt und dem Ectoderm anliegt. Etwas anders gestaltet sich die Cölombildung in den ersten Abdominalsegmenten. Wir wissen schon, daß das Mesoderm in dieser Körperregion auf seiner ganzen Breite zweischichtig ist; an der Grenze beider Zellenschichten entsteht nun (Fig. 35) in der Mitte des Mesodermmetamers ein enger Spalt, der sich später lateral- und medianwärts verbreitet und welcher zuletzt allseitig von einem einschichtigen Mesodermepithel begrenzt wird. Das Cölomlumen hat hier im Gegensatze zur thoracalen Region an Querschnitten kein rundliches, sondern ein deutlich ovales Lumen, welches im Mesoderm nicht lateral, sondern central zu liegen kommt. Auf ähnliche Weise entwickeln sich die Cölomsäcke auch in den nächsten Abdominalsegmenten, wobei ich das letzte Cölomlumen im neunten Abdominalabschnitt wahrnehmen konnte, während es im zehnten und elften nie zur Entwicklung kommt. Sobald sich die Cölomsäckchen in den mittleren Abdominalsegmenten entwickelt haben, trifft man auch in der gnathalen Körperregion ein Paar von Cölomsäckchen an, welche dem zweiten Maxillarsegment angehören. Die Lage und der Bau dieser Cölomsäckchen sowie auch die Kontur ihrer Lumina gleicht gänzlich den nämlichen Gebilden in den Thoracalsegmenten, so daß ich auf ihre eingehendere Beschreibung verzichte. An etwas älteren Stadien, an welchen schon das letzte abdominale Cölomsäckchen zu erkennen ist, fand ich ein solches auch in der procephalen Keimstreifenpartie; es fiel mir aber schwer seine Lage auf Grund von Quer- und Längsschnittserien genau zu bezeichnen; ich fertigte nun von dieser Keimstreifenpartie eine Wachsplattenrekonstruktion an, aus der sich ergab, daß dies Cölomsäckchen dem Intercalarsegment angehört, und daß es sich folglich aus dem lateral zur Entodermanhäufung gelegenen Mesodermabschnitt entwickelt. Eine genaue Bezeichnung der Lage dieses Cölomsäckchens schien mir angesichts seines Anteils am Aufbau des Kopfblutgefäßes ziemlich interessant zu sein. Näheres geben wir darüber im folgenden Kapitel an.

Einstweilen wenden wir unsre Aufmerksamkeit den übrigen Cölomsäckchen zu: Sobald ihre Lumina an Größe zugenommen haben, erscheint zu beiden Seiten des Keimstreifens zwischen dem Mesoderm und dem Dotter ein enger Spaltraum, welcher sich längs des ganzen Keimstreifens erstreckt; wir erkennen darin den Epineuralsinus; auf der Fig. 41, die uns einen Querschnitt durch das letzte Thoracalsegment darstellt, haben wir ihn zu beiden Seiten des Keimstreifens angedeutet; dorsal wird er durch den Dotter, lateral aber und ventral vom Mesoderm begrenzt. Das Aussehen des Cölomsäckchens und des mehr median gelegenen Mesoderms hat sich indessen bedeutend geändert. Wir sehen, daß das splanchnische Mesoderm medianwärts eine Gabelung in zwei Lamellen zeigt; eine dieser Lamellen, die als Fortsetzung des mehr lateral am Dotter gelegenen splanchnischen Mesoderms zu betrachten ist, stellt uns die Anlage der Darmmuskelschicht dar, während die zweite nach unten gekrümmte Lamelle, die das Cölom median begrenzt, uns aus der Entwicklung andrer Insekten unter dem Namen Geschlechtsleiste bekannt ist. Das lateral und ventral gelegene somatische Mesoderm hat sich auch in zwei Teile differenziert; wir erkennen eine epithelartig angeordnete Zellenschicht, die dem Ectoderm anliegt und medianwärts die Bauchganglien von beiden Seiten umgreift, und eine mehr dorsal gelegene Partie, die von der Ventralseite den Epineuralsinus begrenzt und deren Elemente eine Auflockerung zeigen; erstere bildet die Anlage der künftigen Körpermuskulatur, während letztere den Fettkörper liefert. Dorsal und lateral, an der Grenze, wo das splanchnische Mesoderm in das somatische übergeht, erkennen wir eine Zelle, deren Kern etwas größer und heller als der der übrigen erscheint; diese Zelle stellt uns den Cardioblasten dar. Das median liegende Entoderm hat sich in diesem Stadium gar nicht geändert; es besitzt, wie vorher, das Aussehen einer Zellenschicht, die dem Dotter eng anliegt und die lateralwärts an die Anlagen der Körpermuskulatur und des Fettkörpers anstößt. Eine ähnliche Differenzierung des Mesoderms, wie sie am dritten Thoracalsegment geschildert wurde, findet auch in allen übrigen, aber nicht gleichzeitig, statt; zuerst wird man diese Vorgänge in der thoracalen Region gewahr, etwas später kann man sie in den ersten Abdominalsegmenten beobachten und zuletzt auch in den weiter nach hinten gelegenen Körperabschnitten.

An älteren Stadien schreitet die Differenzierung des Mesoderms weiter fort. Als Beispiel besichtigen wir einen Querschnitt durch das erste Abdominalsegment, welcher auf Fig. 40 abgebildet ist. Wir sehen hier, daß sich die lateralen Wände des Keimstreifens emporgehoben haben und daß sie den Dotter von den Seiten zu umwachsen beginnen. Die Anlage der Darmmuskelschicht hat sich ein wenig weiter medianwärts erstreckt, und die Geschlechtsleiste erscheint auch etwas mächtiger entwickelt. Das Lumen des Cölomsäckchens hat bedeutend an Größe zugenommen und kommuniziert medianwärts durch einen dünnen Spalt, welchen die Geschlechtsleiste und die Anlage des Fettkörpers begrenzen, mit dem Epineuralsinus. Die Anlage des Fettkörpers hat sich auch bedeutend vergrößert, ihre Zellen erscheinen noch mehr aufgelockert und dringen teilweise in das Cölom hinein. Die Anlage der Körpermuskulatur scheint in zwei Teile differenziert; wir erkennen zu beiden Seiten eine lateral am Ectoderm liegende Zellenschicht, die den Anfang der seitlichen dorsoventral verlaufenden Muskeln gibt, und eine mehr median gelegene Zellenplatte, die die Bauchganglien von den Seiten und etwas dorsal umgreift und aus welcher sich die ventrale Längsmuskulatur entwickelt. Im Bereiche des Entoderms sind in diesem Stadium bedeutende Veränderungen sichtbar. Die Entodermzellen haben nämlich ihren epithelialen Verband verloren und eine rundliche Form angenommen; gleichzeitig damit wird der Dotter auch über dem Entoderm etwas vom Keimstreifen zurückgedrängt, wodurch ein Spalt entsteht, welcher lateralwärts in den paarig angelegten Epineuralsinus übergeht und somit ihn in einen unpaarigen Spaltraum umwandelt; der definitiv entwickelte Epineuralsinus, in dessen medianen Partien die Entodermzellen lose nebeneinander zu liegen kommen, erstreckt sich längs des ganzen Keimstreifens und geht lateralwärts in jedem Segment (das Intercalarsegment ausgenommen) in die Lumina der Cölomsäckchen. Die aus dem Epithelverbande losgelösten Entodermzellen stellen uns größtenteils Blutzellen dar, die in die Blutgefäße später eindringen, während ein geringerer Teil ihrer, wie wir dies aus den weiteren Zeilen erfahren werden, zum Aufbau des Mitteldarmepithels beiträgt. Eine ähnliche Differenzierung des Meso- und Entoderms findet auch in allen übrigen Abdominalsegmenten, sowie auch in den Körperabschnitten der gnathalen und thoracalen Region statt. Die Verhältnisse gestalten sich hier nur insofern verschieden, daß es in den ersten zwei Thoracalsegmenten, sowie auch im Gnathocephaleum nicht zur Entwicklung der Geschlechtsleiste kommt, auch die Cardioblasten, welche sich in der ganzen mittleren Keimstreifenpartie anlegen, scheinen den letzten zwei Abdominalsegmenten und dem Mandibularabschnitt zu fehlen.

An älteren Stadien differenzieren sich die einzelnen Gewebsanlagen weiter und nähern sich in ihrem Aussehen immer mehr den vollkommen entwickelten Körpergeweben (Fig. 49). Die Zellen der seitlichen und ventralen Muskelplatten, sowie auch eine große Zahl von Elementen, die sich von ihnen abgespaltet hat, verwandeln sich allmählich in typische, zu Reihen angeordnete Myoblasten, in deren Plasma die fibrilläre Substanz erscheint, die den Anfang der künftigen Muskelfibrillen gibt. Die Zellen der Fettkörperanlage nehmen bedeutend an Größe zu und verwandeln sich in rundliche oder polygonale, saftige Elemente, die hier und da in ihrem Plasma eine feine Granulierung aufweisen. Die entodermalen Blutzellen verhalten sich sehr verschieden. Eine Zahl derselben vergrößert sich auch bedeutend (Fig. 50), während andre ihre frühere Größe beibehalten haben, dagegen ihre rundliche Form aufgaben und jetzt oft spindel- oder sternförmig erscheinen. Wir können somit an älteren Stadien gewissermaßen von großen und kleinen Blutzellen sprechen. Die großen, rundlichen Blutzellen treffen wir meistens in der mittleren Körperregion an, sie fehlen dagegen fast vollkommen bei Embryonen, die in ihrer Entwicklung schon bedeutend fortgeschritten sind, in der vorderen Keimstreifenpartie, während ihre Stelle hier die kleinen Blutzellen einnehmen. Die großen Blutzellen, die oft mit ziemlich großen, gelben Granula beladen erscheinen, findet man nur selten in der medianen Partie des Epineuralsinus, größtenteils haben sie sich lateralwärts verschoben und flottieren entweder frei in den Spalträumen zwischen den Geweben, oder legen sich den Cardioblasten, dem Fettgewebe oder der Darmmuskelschicht an. Besichtigen wir noch ältere Embryonen, die schon einen vollkommen entwickelten Mitteldarm aufweisen, so sehen wir, daß die großen Blutkörperchen noch mehr an Größe zugenommen haben (Fig. 47) und in ihren Dimensionen alle übrigen Körperelemente übertreffen. Ihr Plasma erscheint reichlich mit großen Granula beladen, während ihr Kern homogen ist und kein Chromatingerüst erkennen läßt. An Zahl sind sie bedeutend heruntergesunken und man trifft an einer Querschnittserie höchstens ihrer 20 an, wobei ich auch solche Serien durchmusterte, an denen ich ihrer nur fünf bis sechs auffinden konnte. Ich erlaube mir nun, die Vermutung aufzustellen, daß wir in diesen Blutzellen Elemente zu erblicken haben, die, wenn nicht alle, so doch größtenteils in eine Degeneration verfallen. Meine Annahme stärken folgende Umstände: Erstens die Abnahme ihrer Zahl, zweitens die Homogeneität des

Zellkernes und die Verschwommenheit der äußeren Kontur des Zellleibes, die doch allgemein als Degenerationserscheinungen betrachtet werden. Die Blutelemente der vollkommen entwickelten Larve würden somit den kleinen Blutzellen entstammen, welch' letztere während der weiteren Entwicklung an Zahl zunehmen und in die Gefäße eindringen. Es bleibt hier noch zu erwähnen, daß die Geschlechtsleiste, die sich, wie bekannt, an jüngeren Keimstreifen in der Abdominalregion und teilweise im thoracalen Körperabschnitt anlegt, in älteren Stadien größtenteils verschwindet und nur in den Segmenten erhalten bleibt, in welchen es zur Entwicklung der Geschlechtsdrüsen kommt.



Textfig. XV.

Schematisierter Längsschnitt (aus einigen Schnitten kombiniert) durch ein Ei; *ant*, Antenne; *in*, Intercalarsegment; *c*, Cölom; *md*, Mandibeln; mx_2, zweite Maxille; t_2, zweites Thoracalbein; ab_1, Anhang am ersten Abdominalsegment; *s*, Serosa; *am*, Amnion; *ek*, Ectoderm; *g*, Geschlechtszellen.

Nachdem wir in den vorigen Zeilen die Differenzierung der lateralen Mesodermstreifen und der medianen Entodermplatte etwas eingehender beschrieben haben, fassen wir jetzt alle diese Vorgänge folgendermaßen zusammen: Im Bereiche des Mesoderms kommt es zur Anlage von Cölomsäckchen und somit zur Entwicklung der splanchnischen und somatischen Mesodermschicht. Bei *Donacia* konnte ich Cölomsäckchen im Intercalar-, im zweiten Maxillarsegment, in allen thoracalen und in neun Abdominalsegmenten feststellen (Textfigur XV). Das splanchnische Mesoderm liefert die Darmmuskulatur und die Geschlechtsleiste, die uns in den meisten Segmenten nur ein vorübergehendes Gebilde darstellt, indem sie nur in der Umgebung der künftigen Geschlechtsdrüsen erhalten bleibt. Das somatische Mesoderm differenziert sich in eine Zellenplatte, die dem Ectoderm eng anliegt und als Anlage der ventralen, lateralen und dorsalen Körpermuskulatur betrachtet werden muß, — und in eine mehr dorsal und median gelegene Zellenanhäufung, aus der sich der Fettkörper entwickelt. Dorsal an der Grenze des somatischen und splanchnischen Mesoderms werden die Cardioblasten angelegt. Der Epineuralsinus hat von Anfang an eine paarige Anlage, erst später wird er unpaarig und kommuniziert dann mit den Lumina der Cölomsäckchen. Nachdem der Epineuralsinus unpaarig geworden ist, verlieren die Entodermzellen ihren epithelialen Verband, nehmen eine rundliche Form an und flottieren frei im Epineuralraum herum. Ein Teil von ihnen beteiligt sich am Aufbau des Mitteldarmes, während ein andrer, weit größerer, die Blutkörperchen darstellt. Letztere differenzieren sich in große und kleine Blutzellen; die großen Blutkörperchen, welche hauptsächlich in der mittleren Keimstreifenregion zu liegen kommen, degenerieren fast alle, während sich die kleinen Blutzellen weiter vermehren und als definitive Blutzellen betrachtet werden müssen.

Wir wenden nun unsre Aufmerksamkeit der Entwicklung des Darmtractus zu. Sobald die Dorsalkrümmung ihr Maximum erreicht hat und das Mesoderm einen metamerischen Bau anzunehmen beginnt, wird man sowohl in der Kopflappenregion, wie auch im letzten Abdominalsegment eine Einstülpung gewahr. Die Einstülpung der Kopflappenregion, die uns die Anlage des Stomodäums darstellt, kommt auf der Höhe des künftigen Präantennalsegments zum Vorschein und besitzt bei der Besichtigung des Keimstreifens in toto eine ovale Kontur, wobei die längste Achse dieses Ovals senkrecht zur Eilängsachse orientiert ist. Eine ähnliche Form weist auch die am elften Abdominalsegment gelegene Einstülpung auf, in der wir die Anlage des Proctodäums zu erblicken haben; letztere wird am äußersten Ende des Keimstreifens angelegt, so daß sie nach hinten an die Amnionlamelle angrenzt.

Auf Fig. 39 und 30 haben wir die vorderen Teile zweier Sagittalschnitte dargestellt, die von zwei Keimstreifen herstammen, an welchen eben die Stomodäaleinstülpung angelegt wurde. Sie erscheint an beiden Figuren in der Form eines ganz seichten Grübchens, dessen Wände eine etwas größere Dicke als das übrige Ectoderm zeigen. Vergleichen wir dieses Stadium mit einem etwas jüngeren, an welchem noch keine Spur von einer Mundeinstülpung zu sehen ist, so ergibt sich, daß das Stomodäum knapp vor der vorderen Entodermanhäufung zur Entwicklung kommt, und daß es einen Teil der Entodermelemente mit sich in den Dotter hineinzieht. Auf beiden letztgenannten Figuren sehen wir die Entodermanhäufung, die sich ziemlich deutlich von dem nach hinten gelegenen, medianen Entodermstreifen abhebt, dem Stomodäum von unten anliegen, wobei ein Teil ihrer Zellen sich nach vorn erstreckt und in Form einer einschichtigen Lamelle das Stomodäalende kappenartig bedeckt. Auf Fig. 39 finden wir das Stomodäalende nur durch die Entodermzellen bedeckt, die spindelförmig erscheinen und sich nach vorn an das Mesoderm des Präantennalsegments anschließen, auf Fig. 30 sind sie dagegen reichlicher vorhanden, weisen eine bedeutendere Dicke auf und sind hier zu einer typischen, epithelartigen Lamelle angeordnet. Die zuletzt beschriebenen Verhältnisse scheinen mir gewissermaßen wichtig zu sein, indem ich bei *Donacia* nie einen durch die Anlage des Stomodäums verursachten Durchbruch des unteren Blattes feststellen konnte, was von manchen Autoren für einige Insekten angegeben wird; im Gegenteil konnte ich immer an allen meinen Präparaten von Keimstreifen dieses Alters das Stomodäum mit Entodermzellen bedeckt sehen, was sich eben aufs deutlichste aus Fig. 30 und 39 ergibt. Einen Fortschritt in der Entwicklung der Mundeinstülpung zeigt uns Fig. 34. Das Stomodäum hat sich bedeutend nach innen vertieft, seine Wände erscheinen auch hier etwas dicker als das angrenzende Ectoderm, ihr einschichtiger Bau läßt sich jetzt gut erkennen, während in den jüngeren Stadien das Stomodäalepithel oft mehrschichtig erscheint. So, wie vorher, finden wir auch jetzt das ganze Stomodäum mit einer Entodermschicht von außen bedeckt, die nach hinten in die substomodäale Entodermanhäufung übergeht. An älteren Stadien vertieft sich die Stomodäaleinstülpung immer mehr nach innen, und gleichzeitig damit finden in der Gestaltung des Stomodäallumens gewisse Veränderungen statt; von der Seite des Ectoderms sieht es kanalartig aus und besitzt an Querschnitten eine rundliche Kontur, am Boden der Stomodäaleinstülpung dagegen erweitert es sich keulenartig und erscheint in dorsoventraler Richtung etwas abgeflacht. Diese keulenartige Erweiterung des Stomodäallumens sehen wir auf Fig. 36, welch' letztere uns den vorderen Teil eines Sagittalschnittes durch einen in der Entwicklung fortgeschrittenen Embryo darstellt. Wir sehen hier auch manche Veränderungen in den Wänden des schon weiter gegen den Dotter vorgestülpten Stomodäums; das Stomodäalepithel erscheint nämlich von der Ventralseite mehrschichtig und geht ventralwärts in ein kurzes Schäufelchen über, welches aus drei Zellen aufgebaut ist. Von außen ist das Stomodäum mit einer Schicht von Entodermzellen bedeckt, die sich am Dotter über dem ectodermalen Schäufelchen nach hinten davonziehen und als Anlage des Mitteldarmepithels betrachtet werden müssen. In der Form der Entodermanhäufung hat sich noch nichts erheblich geändert, neu erscheint nur in diesem Stadium ein Spaltraum, der durch die Anlage des Mitteldarmes, durch die Entodermanhäufung und durch den Entodermstrang begrenzt wird; wir erkennen darin den schon vorher erwähnten Epineuralsinus, welcher in der Nähe des Stomodäums etwas geräumiger erscheint, nach hinten sich aber bedeutend verengt. Angesichts dessen, daß ectodermale Schäufelchen von andern Autoren als Mitteldarmanlagen beschrieben wurden, schien es mir vor allem beachtenswert, diese Gebilde an möglich vielen Präparaten zu Auge zu bekommen und ihre Beziehung zur entodermalen Anlage des Mitteldarmepithels genau kennen zu lernen. Auf Grund meiner Untersuchungen kam ich zur Überzeugung, daß sie an verschiedenen Keimstreifen gleichen Alters verschieden stark entwickelt erscheinen. Am häufigsten haben sie das Aussehen, was auf Fig. 36 abgebildet ist, in manchen Fällen erreichen sie aber eine bedeutendere Länge, und eins von diesen habe ich auf Fig. 33 dargestellt. Die Mundeinstülpung gleicht auf Fig. 33 in ihrem ganzen Aussehen fast vollkommen der auf Fig. 36, nur finden wir hier die Ectodermschaufel etwas mächtiger entwickelt, indem sie das nämliche Gebilde auf Fig. 36 sowohl an Dicke wie auch an Länge übertrifft. Als Mitteldarmanlage kann sie aber auch hier keineswegs gedeutet werden, denn wir sehen sie von oben mit Entodermzellen bedeckt, die dem Dotter unmittelbar anliegen und nach hinten vor sie vorragen. Die von mir bei *Donacia* an jungen Stadien beobachteten Ectodermschaufeln weichen in ihrem Bau erheblich von ähnlichen Gebilden ab, die uns aus der Entwicklung andrer Insekten bekannt sind. Während nämlich bei andern Formen die Ectodermschaufeln zu beiden Seiten des Stomodäums, also paarig angelegt werden, erscheinen sie bei *Donacia* an allen Keimstreifen unpaarig und entspringen der Mitte des unteren Stomodäalrandes; dies ergibt sich auch aufs deutlichste aus meinen Figuren (Fig. 36, 33), in denen doch jedermann echte Sagittalschnitte erkennen wird, während paarige Ectodermschaufeln nur an seitlichen Längsschnitten getroffen werden können.

Während der weiteren Entwicklung wächst das Stomodäum weiter in die Länge aus, und gleichzeitig damit ändern sich die Verhältnisse an seinem blindgeschlossenen Ende. Auf Fig. 31 erscheint es als eine sehr tiefe Einstülpung, deren Wände aus einschichtigem Ectoderm aufgebaut sind und die ventralwärts in eine ganz kurze Ectodermschaufel übergeht; im Vergleich mit den früher beschriebenen jüngeren Stadien finden wir hier die Ectodermschaufel bedeutend verkürzt und nur aus einer Zelle aufgebaut, was uns die Annahme aufzustellen erlaubt, daß wir es hier mit einem allmählich in Schwund begriffenen Gebilde zu tun haben. Diese Vermutung stärken auch andre Präparate, die aus gleich alten Keimstreifen angefertigt wurden. Auf Fig. 37 haben wir ein Stomodäalende auch mit einer ganz kurzen ectodermalen Schaufel abgebildet, welche der auf Fig. 31 fast vollkommen gleicht. Den Schwund dieses Gebildes haben wir uns nicht als eine Degenerierung und Auflösung der dasselbe zusammensetzenden Elemente zu denken, er kommt, wie mir scheint, vielmehr dadurch zustande, daß die Ectodermschaufel allmählich in die Grenzlamelle des nach hinten voranwachsenden Stomodäums aufgenommen wird. Zu dieser Deutung nötigt mich der Umstand, daß ich an der Stelle des in Schwund geratenen Gebildes nie degenerierende Elemente auffinden konnte. Gleichzeitig mit der Verkürzung des Ectodermschäufelchens hat sich die entodermale Mitteldarmanlage mächtiger entwickelt, sie erscheint an beiden Figuren (Fig. 37, 31) als ein aus abgeplatteten Zellen aufgebautes Epithel, welches das ganze Stomodäalende samt Ectodermschaufel von außen bedeckt und sich eine bedeutende Strecke ventralwärts und auch etwas dorsalwärts am Dotter erstreckt. An den Entodermzellen kann man oft Plasmaausläufer beobachten, die in den Dotter eindringen und als nutritive Einrichtungen zu betrachten sind. Alle Entodermelemente erscheinen im Vergleich mit andern Zellen deutlicher histologisch differenziert; indem ihre Kerne an Größe die Kerne der Ecto- und Mesodermzellen übertreffen und sich durch eine etwas dunklere Tinktion auszeichnen. Zerlegen wir Keimstreifen aus diesem Stadium in Querschnittserien, so erkennen wir, daß die Mitteldarmanlage • in der nächsten Umgebung des Stomodäums eine unpaarige Platte darstellt, die dem Dotter von der Ventralseite anliegt und nach hinten in zwei Streifen übergeht, welche zu beiden Seiten des Keimstreifens dem splanchnischen Mesoderm aufgelagert sind.

In einem älteren Stadium hat das Stomodäum, wie wir dies auf Fig. 39 sehen, noch mehr an Länge zugenommen und besitzt die Form eines überall gleich dicken Schlauches; die stomodäale Grenzlamelle hat sich unterdessen bedeutend verdünnt und stellt sich uns als ein zartes Häutchen dar. Am unteren Stomodäalrande erkennen wir noch die Ectodermschaufel, die aber an Längsschnitten schon als ein ganz kurzer Zapfen erscheint und dem vollkommenen Schwunde schon nahe steht. An etwas älteren Keimstreifen ist von ihr schon keine Spur mehr zu sehen, indem wir den unteren Rand des Stomodäalendes abgerundet finden. So wie vorher, sehen wir auch jetzt das Stomodäum mit Entodermzellen bedeckt, die ventralwärts in die unpaarige Entodermplatte übergehen. Die seitlichen Entodermstreifen haben sich darunter weiter nach hinten verbreitet und sind bereits schon an der Mitte des Keimstreifens angelangt.

Während der weiteren Entwicklung ändert das Stomodäum seine Gestalt. Es erweitert sich nämlich am Ende keulenartig, später wird diese keulenartige Erweiterung in oro-aboraler Richtung abgeflacht, wodurch der ganze Vorderdarm ein pilzförmiges Aussehen gewinnt. Gleichzeitig reißt die dünne stomodäale Grenzlamelle in der Mitte ein, und wir werden ringsum am Rande des pilzförmigen Stomodäalendes eine schmale Leiste gewahr, die aus ectodermalen Zellen aufgebaut ist. Diese Verhältnisse haben wir auf Fig. 72 abgebildet: Wir finden hier die Grenzlamelle in der Mitte eingerissen und erkennen am Rande des Stomodäalendes die ectodermale Ringleiste, die an einem Sagittalschnitt, wie wir ihn eben auf Fig. 72 dargestellt haben, in Form zweier, einer dorsalen und ventralen, Ectodermschaufeln erscheint, welch letztere nach hinten an das fast vollkommen entwickelte entodermale Mitteldarmepithel angrenzen. Daß wir es in diesem Falle nicht mit Ectodermschaufeln, sondern mit einer Ringleiste zu tun haben, darüber konnte ich mich aus dem Vergleich von Sagittalschnitten mit Frontalschnitten überzeugen. An älteren Stadien verschwindet die stomodäale Grenzlamelle vollkommen; auf Fig. 71, die uns einen Sagittalschnitt durch einen weiter in der Entwicklung fortgeschrittenen Embryo darstellt, ist von ihr schon nichts zu sehen, so daß das Lumen des Vorderdarmes frei mit dem des Mitteldarmes kommuniziert. Wir finden hier aber die ectodermale Ringleiste stärker entwickelt; an der Dorsalseite ist sie etwas schmäler und erscheint an Schnitten aus drei Zellen zusammengesetzt, dagegen ist sie an der Ventralseite breiter und weist auf Fig. 71 sechs Zellen auf. Nicht lange aber kann man die ectodermale Ringleiste von dem entodermalen Mitteldarmepithel deutlich unterscheiden, denn erstens vergrößern sich ihre Elemente und werden allmählich den Mitteldarmzellen immer ähnlicher und zweitens überwächst das Mitteldarmepithel nach vorn die Ringleiste, wobei Entodermzellen zwischen die ectodermalen Elemente eindringen und sich miteinander vermischen. Durchmustern wir Längsschnittserien von fast vollkommen entwickelten Embryonen, so gewinnen wir den Eindruck, als ob auch der vorderste Abschnitt des Mitteldarmes aus Entodermzellen aufgebaut wäre, dies ist aber nicht der Fall, und eine derartige Deutung möchte mir unrichtig erscheinen; wir sind im Gegenteil angesichts der Anwesenheit einer ectodermalen Ringleiste, die zum Aufbau des Mitteldarmepithels beiträgt, zur Annahme berechtigt, das Mitteldarmrohr in der nächsten Umgebung des Stomodäalendes aus gemischten, sowohl ecto- wie auch entodermalen Elementen aufgebaut anzusehen.

Außer den vorher beschriebenen Prozessen spielt sich noch in der Nähe des Stomodäums eine Reihe andrer Vorgänge ab, die mir ziemlich interessant erscheinen, da sie, soweit ich weiß, aus der Entwicklung andrer Insekten unbekannt sind. Sie betreffen die entodermale Zellenanhäufung, die, wie bekannt, dem Stomodäum an jungen Stadien von unten anliegt und einen unpaarigen Bau aufweist. Sobald nun der Vorderdarm etwas bedeutender an Länge zugenommen hat und es an seinem Ende zur Anlage der entodermalen Platte (Mitteldarmanlage) gekommen ist, verläßt die mit ihr in Zusammenhang stehende Entodermanhäufung ihre frühere Lage und rückt nach hinten in die Nähe des Stomodäalendes. Darunter lösen sich von ihr einige Zellen ab und wandern in den Epineuralsinus, wo sie zu Blutzellen werden, während die übrigen zu einem runden Klümpchen zusammengedrängten Elemente etwas an Größe zunehmen und im Vergleich mit den jüngeren Stadien hellere Kerne aufweisen. Während der weiteren Entwicklung rückt die Entodermanhäufung noch weiter nach vorn, und gleichzeitig damit nimmt sie einen paarigen Bau an, wobei sie aus zwei zu beiden Seiten des Stomodäums gelegenen kugeligen Gebilden, die durch eine dünne entodermale Brücke verbunden sind, aufgebaut erscheint. An diesem Stadium erkennen wir in diesen Gebilden aufs klarste den Subösophagealkörper, der somit bei *Donacia* entodermaler Herkunft ist und der vorderen Entodermanhäufung entstammt. Die kugeligen Gebilde verändern sich weiter in ovale, solide Zellenstränge, die sich noch weiter nach vorn vor das Stomodäum verschieben und zwischen das splanchnische Mesoderm und die Entodermplatte eindringen. Auf Fig. 73 haben wir einen Querschnitt durch die am Stomodäum liegende Entodermplatte abgebildet. Der Schnitt fiel etwas hinter dem Stomodäalende, so daß der Vorderdarm nicht mitgetroffen wurde. An diesem Schnitte sehen wir die entodermalen Zellenstränge in Form zweier Entodermanhäufungen, die in die Anlage des Mitteldarmepithels übergehen und von außen mit splanchnischem Mesoderm bedeckt sind. An späteren Stadien zerfällt ein jeder dieser Zellenstränge in zwei Teile: In einen vorderen kleineren und kugeligen und in einen hinteren ovalen und größeren. Gleichzeitig damit vergrößern sich die Elemente aller vier Zellenanhäufungen, und in einer jeden erscheint ein Lumen, welches allmählich geräumiger wird, aber einstweilen noch nicht mit dem Mitteldarmlumen in Verbindung tritt. Auf diese Weise haben sich alle vier Zellenanhäufungen in blasenartige, hohle Gebilde verwandelt. Fig. 83 stellt uns einen Querschnitt auf der Höhe des ersten Paares der entodermalen Säckchen dar. Wir erkennen in beiden ein rundliches Lumen, welches durch ein einschichtiges Epithel allseitig begrenzt wird. Auf Fig. 82 haben wir bei bedeutender Vergrößerung einen Querschnitt durch ein entodermales Säckchen abgebildet. Wir sehen hier, daß seine Wände in das Mitteldarmepithel übergehen und daß sie aus Zellen aufgebaut sind, die den Mitteldarmelementen vollkommen gleich sind. An fast schon total entwickelten Embryonen kommt es zwischen dem Mitteldarmlumen und den Lumina aller vier Säckchen zum Durchbruch, so daß ersteres mit dem letzteren in Verbindung tritt. Gleichzeitig damit finden wir alle vier Säckchen mit einem gerinnselartigen Secret erfüllt, das ihren Wänden entstammt und in das Mitteldarmlumen sich ergießt. Ein Bruchstück von einem Querschnitt auf der Höhe des zweiten Säckchenpaares haben wir auf Fig. 75 abgebildet, wo wir die zuletzt beschriebenen Verhältnisse erkennen. Wir sehen hier links das Säckchen des zweiten Säckchenpaares, aus dem sich ein Secret in das Mitteldarmrohr ergießt. Auf Grund der secretorischen Funktion, die beide Säckchenpaare ausüben, sind wir berechtigt, sie als entodermale Mitteldarmdrüsen aufzufassen. Letztere stellen sich uns bei Besichtigung junger Larven in toto, wie das auf Fig. 69 dargestellt ist, vor. Sie erscheinen hier weiter lateralwärts auseinander gerückt, das erste näher dem Vorderdarm gelegene Drüsenpaar besitzt die Gestalt zweier rundlicher Gebilde, während das zweite mächtiger entwickelt erscheint und eine ovale Kontur aufweist. Hervorzuheben ist hier noch dies, daß sich an jüngeren Stadien an die seitlichen entodermalen Zellenstränge beiderseits die Schleimdrüsen von vorn anlegen, was an ähnliche, zwischen den Subösophagealkörper und letzteren herrschende, aus der Entwicklung andrer Insekten bekannte (Wheeler, Heymons) Verhältnisse erinnert. Zur Frage über den morphologischen Wert dieser beiden Drüsenpaare bleibt mir hier nichts Neues hinzuzufügen, indem ich sie in meiner früheren Arbeit, den Anschauungen Nusbaums und Fulińskis folgend, als gleichwertig den Leberdrüsen der Crustaceen bezeichnet habe.

Ähnlich wie am Stomodäum gestaltet sich die Entwicklung der Mitteldarmanlage auch am Proctodäalende. Die zuerst ganz seichte Proctodäumeinstülpung, welche, wie wir dies aus dem vorher Gesagten wissen, am hinteren Rande des letzten Abdominalsegmentes angelegt wird, zieht einen Teil der hinteren Entodermanhäufung mit sich in den Dotter hinein und erscheint somit von außen mit einer Entodermzellenschicht bedeckt. Während der weiteren Entwicklung wächst das

Proctodäum allmählich in die Länge aus und erweitert sich am Ende keulenartig. Durch weiteres Längenwachstum und stärkeres Aufdrücken auf die Dotteroberfläche wird später das keulenförmige Proctodäalende abgeflacht, wodurch die ganze Enddarmanlage, ähnlich wie das Stomodäum an älteren Stadien, eine pilzartige Gestalt bekommt. Auf Fig. 29 haben wir das pilzförmige Proctodäum abgebildet, welches von unten mit Entodermzellen bedeckt ist; letztere umgreifen den ganzen unteren Rand des Protodäalendes, gehen ein wenig auf die proctodäale Grenzlamelle über und erstrecken sich am Dotter nach vorn schon eine ziemlich weite Strecke. Im Vergleich mit jüngeren Stadien muß hier darauf aufmerksam gemacht werden, daß die Entodermzellen jetzt nicht mehr das ganze Proctodäalende wie vorher bedecken, sondern sich nur auf seinen unteren Rand beschränken. Die vom Proctodäalrand sich nach vorn am Dotter erstreckende Entodermschicht stellt uns die Anlage des Mitteldarmepithels dar; sie erscheint in der nächsten Umgebung des Proctodäums unpaarig und geht oralwärts in zwei Streifen über, die zu beiden Seiten dem splanchnischen Mesoderm aufliegen.

Während der weiteren Entwicklung wächst das ganze Proctodäum bedeutend in die Länge aus, und gleichzeitig damit verliert es seine pilzförmige Gestalt; es erscheint nun an älteren Stadien wie ein gleichmäßig dicker Schlauch, der am Ende blind geschlossen ist. Fig. 46 stellt uns ein Bruchstück von einem Sagittalschnitt vor, an welchem das Proctodäum die erwähnte Form angenommen hat. Wir sehen hier, daß seine seitlichen Wände aus kubischem oder cylindrischem Epithel aufgebaut sind, welches sich beim Übergang in die proctodäale Grenzlamelle bedeutend abplattet. Letzterer liegen von außen Entodermzellen an, die sich ziemlich weit am Dotter nach vorn ziehen und deutlich eine epithelartige Anordnung zeigen. Von einer Ectodermschaufel, wie wir sie am Stomodäalende kennen gelernt haben, ist am Proctodäum nichts zu sehen; ich erlaube mir nun auf Grund meiner Untersuchungen, die ich auf zahlreiche Präparate stütze, zu behaupten, daß es hier nie zur Entwicklung dieses Gebildes kommt, und daß wir somit das Mitteldarmepithel in der Umgebung des Proctodäalendes ausschließlich aus Entodermzellen aufgebaut ansehen müssen.

Die vom Stomodäal- und Proctodäalende gegen die Mitte des Keimstreifens heranwachsenden Entodermstreifen nehmen allmählich an Länge zu und vereinigen sich endlich in der mittleren Keimstreifenpartie miteinander. Auf diesem Stadium stellt sich nun die Mitteldarmanlage in Form zweier Entodermstreifen dar, die zu beiden Seiten dem splanchnischen Mesoderm anliegen und nach vorn und hinten in unpaarige Entodermplatten übergehen, welche sich den Endabschnitten des Vorder- und Enddarmes anschmiegen. Sobald die Vereinigung beider Entodermstreifen stattgefunden hat, wandert eine gewisse Zahl von den in dem Epineuralsinus gelegenen Entodermzellen, die, wie bekannt, dem medianen Entodermstreifen entstammen, an den Dotter heran und bedeckt teilweise seine Oberfläche zwischen den lateralen Entodermstreifen. Die an die Dotteroberfläche herangetretenen Entodermzellen erscheinen am reichlichsten in der mittleren Keimstreifenpartie, während sie nach vorn und nach hinten allmählich an Zahl abnehmen; in der erstgenannten Region bilden sie ziemlich große inselartige Anhäufungen, die entweder frei am Dotter zu liegen kommen, oder seitlich an die Entodermstreifen angrenzen. Durch das medianwärts gerichtete Breitenwachstum der Entodermstreifen und durch die Vergrößerung der inselartigen Entodermanhäufungen, in denen wir oft tangential zur Dotteroberfläche orientierte Kernspindel antreffen, kommt es endlich zur Vereinigung aller dieser Gebilde, zu einer unpaarigen Zellenplatte, die den Dotter an seiner ganzen Ventralseite bedeckt. Da die Entwicklung der unpaarigen, entodermalen Mitteldarmplatte früher stattfindet, bevor noch die Verschmelzung der lateralen splanchnischen Mesodermplatten eingetreten ist, so können wir dem Epineuralsinus, welcher dorsalwärts längs der Mediane durch das Darmepithel begrenzt wird, an diesem Stadium den morphologischen Wert eines Darmsinus beilegen und ihn mit ähnlichen Bluträumen der Anneliden vergleichen.

Die entodermale Mitteldarmplatte, die sich zuerst nur auf die Ventralseite des Dotters beschränkt, wächst später zu beiden Seiten dorsalwärts empor, und ihre Ränder schließen sich auf der Dorsalseite des Eies zu einem Rohr zusammen, wodurch die Entwicklung des Mitteldarmes vollendet ist. Zuerst kommt es zum Abschluß des Mitteldarmrohres in der nächsten Umgebung des Stomo- und Proctodäums, etwas später in den weiter gegen die Mitte des Keimstreifens gelegenen Partien und erst zuletzt in der mittleren Keimstreifenregion. Sobald die Mitteldarmplatte den Dotter von den Seiten zu umwachsen beginnt, vereinigen sich die paarigen splanchnischen Mesodermstreifen medianwärts zu einer Platte, und gleichzeitig damit verliert der Epineuralsinus den morphologischen Wert einer Darmblutlacune.

Das Epithel des vollkommen entwickelten Mitteldarmes hat in verschiedenen Regionen des Keimstreifens ein ziemlich verschiedenes Aussehen. In der nächsten Umgebung des Stomodäums erscheinen die Zellen abgeplattet und spindelartig ausgezogen, während sie nach hinten dichter nebeneinander zu liegen kommen und sich allmählich zu einem kubischen Epithel anordnen, an welchem aber die Zellgrenzen nicht immer mit voller Deutlichkeit zu erkennen sind. Auf Fig. 70 haben wir ein Bruchstück von einem Sagittalschnitt abgebildet, welches uns das vordere Ende des Proctodäums und den hinteren Abschnitt des Mitteldarmes zeigt. Die proctodäale Grenzlamelle ist noch erhalten, und von außen liegt ihr das Mitteldarmrohr auf, welches sich dorsal- und ventralwärts erstreckt und aus großen, saftigen, mit rundlichen, chromatinreichen Kernen versehenen Zellen aufgebaut ist. Die Zellgrenzen treten nur, wie sich dies aus Fig. 70 ergibt, selten auf und erscheinen meistenteils verschwommen, wodurch das entodermale Mitteldarmrohr gewissermaßen den Charakter eines Zellensyncytiums gewinnt. Erst an älteren, fast vollkommen entwickelten Embryonen verschwindet auch die proctodäale Grenzlamelle: die sie von außen bedeckenden Entodermzellen weichen auseinander, und somit treten die Lumina des Mittel- und Enddarmes in Verbindung.

Unberücksichtigt wurde bis jetzt die Entwicklung der MALPIGHIschen Gefäße gelassen, die bei *Donacia* ähnlich wie bei andern Pterygoten verläuft und worüber ich mich ganz kurz fassen kann. An jungen Stadien, die, wie bekannt, dorsalwärts gebogen erscheinen, sind am Ende des Proctodäums zu beiden Seiten drei sackartige Ausbuchtungen wahrzunehmen, die uns die Anlagen der genannten Gebilde darstellen. Während des Überganges des Keimstreifens von der Dorsal- in die Caudalkrümmung, wachsen alle sechs sackartigen Ausstülpungen zu langen blind geschlossenen Schläuchen aus, die in ihrem Verlauf zahlreiche Windungen zeigen und sich nach vorn eine ziemlich weite Strecke unter dem Mitteldarm davonziehen.

Um über die Entwicklung des Darmtractus bei *Donacia* eine bessere Übersicht zu gewinnen, fassen wir kurz alle vorher eingehend beschriebenen Vorgänge zusammen: Am Präantennalsegment und am letzten Abdominalsegment werden Einstülpungen angelegt, die das Stomo- und Proctodäum darstellen; beide Einstülpungen entwickeln sich über den polar gelegenen Entodermanhäufungen, so daß jede von ihnen bei ihrem Längenwachstum einen Teil von Entodermzellen von den darunter-gelegenen Zellenanhäufungen abtrennt und somit am Ende durch letztere kappenartig bedeckt wird. Die das Procto- und Stomodäalende bedeckenden Entodermzellen sind als Anlagen des Mitteldarmepithels anzusehen. Durch rege Teilung der Entodermzellen am Ende des Stomo- und Proctodäums kommt es an beiden Stellen zur

Ausbildung einer Entodermplatte, welche weiter gegen die Mitte des Keimstreifens in zwei, zu beiden Seiten dem splanchnischen Mesoderm aufliegende Streifen ausläuft. Von vorn und hinten wachsen gegen die Mitte des Keimstreifens aufeinander beide Paare der Entodermstreifen und vereinigen sich in der mittleren Keimstreifenregion miteinander; gleichzeitig damit wandert eine große Zahl von Entodermzellen aus dem Epineuralsinus gegen den Dotter heran und besetzt seine Oberfläche zwischen den Entodermstreifen. Durch Breitenwachstum der letzteren und durch tangentiale Teilungen der zwischen ihnen gelagerten Entodermzellen wird eine unpaarige, median gelegene Mitteldarmplatte ausgebildet, die den Dotter zu beiden Seiten umwächst und sich an der Dorsalseite zu einem Rohr, dem Mitteldarmrohr, abschließt. Während es am Proctodäalende nie zur Entwicklung von ectodermalen Schaufeln kommt, werden solche Gebilde am Stomodäalende jüngerer Keimstreifen auf kurze Zeit angelegt, wonach sie vollkommen verschwinden und am Aufbau des Mitteldarmes unbeteiligt sind. An ihrer Stelle erscheint an älteren Stadien am Ende des Stomodäums eine ectodermale Ringleiste, die sich bis zur vollkommenen Entwicklung des Embryos erhält und mitsamt den sie überwachsenden Entodermzellen in das Mitteldarmepithel übergeht. Aus der am Stomodäum gelegenen entodermalen Zellenanhäufung, die nur teilweise zum Aufbau des Mitteldarmes verbraucht wird, entwickeln sich bei älteren Embryonen zwei Drüsenpaare, welche in den Mitteldarm ausmünden, die hintere entodermale Zellenanhäufung löst sich dagegen in einzelne Elemente auf, wobei letztere zu Blutzellen werden und sich im Epineuralsinus zerstreuen. Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich somit fast den ganzen Mitteldarm von *Donacia* samt beiden Drüsenpaaren als aus Entodermelementen zusammengesetzt ansehen, wovon eine Ausnahme nur der vorderste Teil des Mitteldarmrohres in der nächsten Umgebung des Stomodäalendes bildet, welcher, meines Erachtens, aus gemischten, sowohl ecto- wie auch entodermalen Elementen besteht.

Am Ende dieses Kapitels halte ich es noch für geeignet, manche vorher behandelten Entwicklungsvorgänge von *Donacia* mit ähnlichen Prozessen bei andern Insekten zusammenzustellen und manche Eigentümlichkeiten meines Studiumobjektes hervorzuheben. Dies betrifft vor allem die Differenzierung des Mesoderms, nämlich die Anlage und Zahl der Mesodermdivertikel. Bei *Forficula* und bei *Gryllus* kommt es nach den Angaben Heymons' zur Entwicklung von 17 Cölomsäckchen, welche vom Antennensegment bis zum zehnten Abdominalsegment einschließlich nachzuweisen sind, während man sie bei *Phyllodromia* und

Periplaneta sogar im elften Abdominalsegment auffinden kann. Nusbaum gibt uns auch eine Abbildung von einem Sagittalschnitt durch einen *Meloe*-Keimstreifen, welcher in allen Protocormussegmenten Cölomsäckchen und auch im Protocephaleum ein Cölomsäckchenpaar zeigt. Ähnliches konnte Graber für *Hydrophilus* und andre Formen angeben, nur scheint die Lage des Cölomsäckchenpaares im Protocephaleum ziemlich ungenau bezeichnet zu sein, was sich aus der damaligen Kenntnis des Insektenkopfes erklärt. Im Vergleich mit vielen andern Insekten können wir somit den *Donacia*-Keimstreifen als arm an Cölomsäckchen bezeichnen, indem sie hier nur im Intercalar-, im zweiten Maxillar-, in allen Thoracal- und in den neun ersten Abdominalsegmenten nachzuweisen sind. Besonders charakteristisch scheint mir bei *Donacia* die Anwesenheit von Cölomsäckchen im Intercalarsegment zu sein, worüber mir Plattenrekonstruktionen die genügende Aufklärung gegeben haben. Auch die Geschlechtsleiste beschränkt sich bei *Donacia* auf weniger Körpersegmente wie bei manchen andern Insektengruppen (z. B. Orthopteren), bei denen sie, wie bekannt, fast in allen Protocormussomiten anzutreffen ist. Eigentümlich gestaltet sich weiter bei *Donacia* die Anlage des Epineuralsinus, die in der ganzen mittleren Keimstreifenregion paarig erscheint und sich erst sekundär in einen unpaarigen Raum umwandelt, während die nämliche Blutlacune bei den meisten Formen von Anfang an unpaarig auftritt.

Ich halte es für überflüssig, an dieser Stelle näher auf die Frage über die Herkunft des Mitteldarmes bei den Insekten einzugehen, angesichts dessen, daß ich sie schon in meiner vorigen Arbeit mit Berücksichtigung der ganzen diesbezüglichen Literatur eingehender behandelt habe. Ich erlaube mir hier nur die Bemerkung zu machen, daß ich auf Grund meiner Untersuchungen an *Donacia* im Gegensatz zu Friederichs einen neuen Beweis dafür erbracht zu haben hoffe, der Mitteldarm der Pterygoten sei als ein ento-, nicht aber ectodermales Produkt zu betrachten, wodurch ich die Untersuchungen mancher andrer Autoren und meine früheren zu bestätigen imstande bin.

VII. Entwicklung der Blutgefäße.

An der dorsalen Seite der Cölomsäckchen, an der Stelle, wo das splanchnische Mesoderm in das somatische übergeht, differenzieren sich, wie dies schon im vorigen Kapitel erwähnt wurde, die Cardioblasten. Bei *Donacia* konnte ich sie zuerst in älteren Stadien wahrnehmen, an welchen die Cölomsäckchen medianwärts offen stehen und mit dem Epineuralsinus kommunizieren. Ihre Differenzierung scheint in allen

Segmenten, in welchen sie angelegt werden, das ist vom Mandibularsegment angefangen bis zum neunten Abdominalsegment einschließlich, fast gleichzeitig stattzufinden, so daß sie schon kurz nach ihrem Auftreten zu zwei Zellensträngen angeordnet sind, die sich zu beiden Seiten des Keimstreifens von vorn nach hinten dahinziehen. In Stadien, wo ihre Differenzierung erst eingeleitet ist, erscheinen sie an Querschnitten als saftige ovale Zellen, die an Länge und Dicke die übrigen Mesodermelemente noch unbedeutend übertreffen und sich von den letzteren nur durch ihre hellere Färbung abheben. Erst später, wie es auf Fig. 49 und 48 zu sehen ist, nehmen sie bedeutend an Größe zu und werden birnförmig, wobei das dickere Ende der Zelle sich dem Ectoderm anlegt, das dünnere dagegen an das splanchnische Mesoderm anschließt. Gleichzeitig mit dem Zelleibe hat sich auch der Zellkern vergrößert und abgerundet, so daß er sich in seinem Aussehen von den kleineren und ovalen Kernen des übrigen Mesoderms merklich unterscheidet. Machen wir durch ein Stadium, in welchem die Cardioblasten schon vollkommen differenziert erscheinen, Längsschnitte, so zeigen sie sich uns stark in oro-aboraler Richtung abgeplattet und aneinander gepreßt, wodurch die Cardioblastenstränge gewissermaßen einem einschichtigen Epithel ähneln. Die Form der Cardioblasten ist aber an verschiedenen Stellen ziemlich verschieden, denn während sie in den segmentalen Regionen auffallend cylindrischen Epithelzellen gleichen, erscheinen sie in den intersegmentalen Partien kubisch oder etwas abgeplattet.

Im Anschluß an die Cardioblasten differenziert sich auch eine Reihe andrer Gebilde, die zum künftigen Herzrohr in nähere Beziehung treten. Ich meine hier das Pericardialseptum und den pericardialen Zellenstrang, welche von der dorsalen Partie des somatischen Mesoderms abstammen. Auf Fig. 48 und 49 haben wir die gemeinsame Anlage beider Gebilde dargestellt. Sie erscheint uns hier wie ein Zellenstrang, welcher dorsalwärts sich an die Cardioblasten anlegt, ventralwärts aber an den Fettkörper angrenzt. In den segmentalen Partien weist diese Anlage eine bedeutendere Länge auf, und an diesen Stellen differenzieren sich aus ihrem ventralwärts zugewendeten Ende die Elemente des paracardialen Zellenstranges, während ihr weit größerer, dorsaler Abschnitt sich zum muskulösen Pericardialseptum entwickelt.

Durch das seitliche Umwachsen des Dotters seitens des lateral gelegenen Mesoderms und des entodermalen Mitteldarmepithels, werden die Cardioblastenstränge immer weiter dorsalwärts verschoben, wobei sie nach der Ankunft an der Dorsalseite des Eies gegeneinander rücken und dort zu einem Rohr, dem Herzrohr, verschmelzen. Der Abschluß des Herzrohres kommt nicht überall zu gleicher Zeit zustande, sondern er findet zuerst am hinteren Keimstreifenende statt, etwas später wird er in der Nackenregion, im Anschluß an die Kopfaorta, hergestellt, erst danach verschmelzen die Cardioblasten miteinander in der Richtung gegen die Mitte des Keimstreifens, wobei dieser Vorgang in der hinteren Gegend etwas dem in der vorderen vorauseilt, so daß das Dorsalgefäß eine kurze Strecke hinter der Nackenregion zuletzt entwickelt wird.

Während ihrer Wanderung an die Dorsalseite des Eies ändern die Cardioblasten ihre Gestalt, indem sie sich hauptsächlich in der ganzen mittleren Gegend des Keimstreifens zu sehr langen spindelartigen Zellen ausziehen, die aber immer dem Dotter ganz eng anliegen, so daß ich bei *Donacia* nie laterale Blutlacunen zu Gesicht bekommen konnte. Die Verlötung der aufeinander wachsenden Cardioblasten gestaltet sich in der hinteren Keimstreifenregion etwas verschieden von den übrigen. Fig. 77 und 76 stellen uns zwei Querschnitte dar, welche das hinterste Cardioblasten tragende Segment getroffen haben. Der auf Fig. 77 abgebildete Querschnitt zeigt uns das Herzrohr schon geschlossen, wobei seine Wände aus zwei Cardioblasten aufgebaut erscheinen, die sein rundliches Lumen begrenzen und zu beiden Seiten gelegen sind. Auf dem zweiten Querschnitt (Fig. 76), der zwei Schnitte vor dem letzt beschriebenen zu liegen kommt, finden wir dagegen die Cardioblasten, die mit dem splanchnischen Mesoderm ihre Verbindung schon verloren haben, nur mit ihren dem Proctodäum zugerichteten Enden verschmolzen, während sie an der Dorsalseite noch nicht miteinander verlötet sind und dem Ectoderm anliegen. Sowohl dieses Präparat, wie auch eine Zahl andrer, die dasselbe Stadium betreffen, beweisen aufs deutlichste, daß sich die Cardioblasten in der hinteren Keimstreifenregion zuerst ventral und, wie sich dies aus älteren Stadien ergibt, erst später dorsal miteinander vereinigen, so daß uns das Herzlumen in dem auf Fig. 76 abgebildeten Stadium einen Sinus darstellt, welcher dorsal vom Ectoderm, ventral aber von den Cardioblasten begrenzt wird. Durchmustern wir die ganze Schnittserie, welcher die vorher beschriebenen zwei Querschnitte angehören, so überzeugen wir uns, daß die Cardioblasten über dem ganzen Dotter noch weit voneinander zu liegen kommen und sich nur in der Umgebung der Nackenregion etwas näher gegeneinander verschoben haben.

Ich gehe nun zur Beschreibung eines älteren Stadiums über, welches in der Entwicklung des Dorsalgefäßes merkliche Fortschritte und ziemlich interessante Verhältnisse zeigt. Über der mittleren Partie des Dotters liegen hier die Cardioblasten noch ziemlich weit voneinander entfernt, dagegen in der Nackenregion und auf der Höhe des Proctodäalendes hat ihre Vereinigung schon begonnen, in der weiter nach hinten gelegenen Region ist das Herzrohr schon vollkommen entwickelt. Über die Verhältnisse, welche auf der Höhe des Proctodäalendes herrschen, können wir uns aus einem Querschnitt Fig. 74 unterrichten. Wir finden hier die Cardioblasten dorsal geschlossen, ventral noch unvereinigt, zu beiden Seiten liegen ihnen Muskeln des Pericardialseptums an, zwischen den Cardioblasten und dem Diaphragma einerseits und dem Ectoderm anderseits erkennen wir einen ziemlich weiten Raum, den Pericardialraum, welcher auf diesem Stadium schon in der ganzen hinteren Region des Embryos mächtig entwickelt ist. Im Gegensatz zu der weiter nach hinten gelegenen Region, wo die Cardioblasten früh den Zusammenhang mit dem splanchnischen Mesoderm verlieren, sehen wir ihn hier ganz wohl erhalten. Letztere gehen nämlich ventralwärts zu beiden Seiten in Mesenteriallamellen über, die sich weiter nach unten an das das Proctodäum umgebende Mesoderm anschließen. Zwischen den Mesenteriallamellen sehen wir einen Kanal, welcher dorsalwärts mit dem nach unten noch offen stehenden Herzlumen, ventralwärts dagegen mit einem ringförmigen Sinus kommuniziert und vom ectodermalen Proctodäumepithel und splanchnischen Mesoderm begrenzt wird. Da uns ähnliche Bilder zwei bis drei Querschnitte nach vorn und nach hinten geben, sind wir zur Annahme berechtigt, daß das Proctodäum bzw. sein distaler Abschnitt, auf diesem Stadium ein Mesenterium aufweist, welch' letzteres in seinem Innern einen Mesenterialsinus besitzt, der dorsalwärts in das Herzlumen, ventralwärts dagegen in einen Darmblutsinus übergeht. Hervorzuheben sei hier noch dies, daß die Cardioblasten sich nicht wie in der hintersten Keimstreifenpartie zuerst ventral, sondern im Gegenteil zuerst dorsal und erst später ventral schließen. Sehr interessante Bilder geben uns auch auf Fig. 85, 86 und 87 dargestellte Querschnitte aus der Nackenregion, die einer und derselben Schnittserie angehören und an denen wir die Entwicklung des Herzens in drei verschiedenen Phasen studieren können. Am vordersten Querschnitte (Fig. 87) finden wir das Herzrohr schon vollkommen entwickelt; sein rundliches Lumen ist hier durch zwei Cardioblasten begrenzt, die von außen eine mit dem splanchnischen Mesoderm im Zusammenhang stehende Adventitia bedeckt. Am zweiten Querschnitt, auf Fig. 86, der zwei Querschnitte hinter dem auf Fig. 87 abgebildeten zu liegen kommt, erscheinen die Cardioblasten schon dorsal geschlossen, dagegen ventral haben sie sich noch nicht verlötet, so daß das Herzlumen hier von den Cardioblasten und von Mesodermzellen, die zur Adventitia werden, begrenzt wird. Auf dem Querschnitte Fig. 85, der zwei Schnitte hinter dem zuletzt beschriebenen gelegen ist, haben sich die Cardioblasten dorsal geschlossen, während ihre der Ventralseite zugekehrten Enden noch weit voneinander entfernt sind und an das schon an dieser Stelle entwickelte, entodermale Mitteldarmepithel angrenzen, wobei sie lateralwärts in das splanchnische Mesoderm übergehen. Das Herzlumen stellt uns in dem letzten Falle einen typischen Darmblutsinus dar, dessen Wände dorsal vom Mesoderm, ventral aber vom Entoderm aufgebaut sind, wodurch er ähnlichen Darmbluträumen der Anneliden gleichzusetzen ist. Die drei vorher beschriebenen Querschnitte geben uns eine genaue Vorstellung über die Art, auf welche der Abschluß des Herzrohres in dieser Körperregion zustande kommt; sie belehren uns auch darüber, daß bei *Donacia* verschieden von manchen andern Formen die Cardioblasten vor der ventralen Vereinigung den Zusammenhang mit dem splanchnischen Mesoderm nicht verlieren, so daß das Herzlumen nie mit dem Cölom in Verbindung tritt und somit den Charakter eines echten Schizocöls, welches der primären Leibeshöhle gleichzustellen ist, während seiner ganzen Entwicklung bewahrt.

An einem älteren Stadium finden wir das Herzrohr schon in der ganzen hinteren Region des Embryos und in der Nackengegend ausgebildet, nur in der mittleren Partie, etwa auf der Höhe des zweiten Thoracalsegmentes ist seine Entwicklung noch nicht vollendet. Ein Bruchstück von einem Querschnitte durch die nämliche Partie haben wir auf Fig. 74 abgebildet. Die Cardioblasten haben sich hier zuerst nur von der Dorsalseite geschlossen, dagegen ventralwärts gehen sie, ähnlich wie in der Proctodäumgegend, in kurze Mesenteriallamellen über, die sich zu beiden Seiten an das splanchnische Mesoderm anschließen und zwischen sich einen Spaltraum, welcher mit dem Herzlumen in Verbindung steht, aufweisen. Das Herzlumen samt dem Spaltraum stellt uns somit in diesem Stadium in dieser Region auch einen Darmblutsinus dar, der dorsal und lateral von Mesodermelementen, ventral aber auf einer kurzen Strecke vom entodermalen Mitteldarmepithel begrenzt wird. Sobald sich die Cardioblasten ventral geschlossen haben, verschwindet der mesenteriale Spaltraum, indem sich die Mesenteriallamellen eng aneinander anlegen und an fast entwickelten Larven schon an manchen Stellen nicht mehr aufgefunden werden können. Ähnlich wie auf der Höhe des Mitteldarmes verschwinden während der weiteren Entwicklung die Mesenteriallamellen und der Darmsinus auch in der Proctodäalgegend, so daß wir alle diese Gebilde nur als kurzdauernde Einrichtungen ansehen können, die größtenteils Anklänge an die Entwicklung der Tracheatenvorfahren (Anneliden) aufweisen und somit einen phylogenetischen Wert besitzen.

Wir gehen jetzt zur Entwicklung der Kopfaorta über, die bis jetzt nur seitens Heymons' bei Dermapteren und Orthopteren untersucht wurde und die somit einen noch ziemlich wenig erforschten Vorgang in der Insektenembryologie darstellt. Die Aorta, wie ich dies gleich bemerken will, entwickelt sich bei *Donacia* aus den medianen Wänden der Cölomsäckchen, welche im Intercalarsegment angelegt werden. Ihre Lage konnte ich, was schon im vorigen Kapitel erwähnt wurde, auf Grund von Plattenrekonstruktionen ganz sicher feststellen. Auf Fig. 42 haben wir einen Querschnitt abgebildet, der uns das nämliche Cölomsäckchenpaar zeigt; die Cölomdivertikel besitzen auf diesem Stadium noch kleine Lumina, ihr somatisches Blatt liegt dem Ectoderm dicht an und geht medianwärts in eine solide Lamelle über, welche in die Nähe des median gelagerten Entoderms tritt. Auf älteren Stadien, wo es zur Differenzierung der Gehirnganglien kommt und wo der hauptsächlich in der vorderen Keimstreifenregion mächtig entwickelte Epineuralsinus zum Vorschein tritt, wachsen beide Cölomsäckchen bedeutend in die Länge aus, wobei sich ihr Lumen stark vergrößert; Fig. 81 stellt uns die Cölomsäckchen in ihrem veränderten Aussehen dar: Sie haben hier ihre ventrale Lage verlassen, sind dorsalwärts emporgerückt und kommen fast frei im Epineuralsinus zu liegen, indem sie sich nur hier und da an die Ganglien anheften. Ihr Lumen erscheint oval, und ihre Wände gehen dorsalwärts in Zellenstränge über, die sich über dem Stomodäum einander nähern und an den Dotter angrenzen. Durchmustern wir eine Reihe von mehr nach hinten gelegenen Querschnitten, so erkennen wir, daß sie sich eine ziemlich weite Strecke in aboraler Richtung davonziehen und an die Cardioblasten anschließen. Auf Fig. 80 haben wir einen Querschnitt dargestellt, der weiter nach hinten gelegen ist, wie der auf Fig. 81 abgebildete; wir erkennen hier die mächtig entwickelten Cölomsäckchen, die lateralwärts an die Cardioblasten angrenzen, ventralwärts sich an die Ganglia allata anlegen, dagegen medianwärts über dem Stomodäum gegeneinander herantreten. Ihre Wände erscheinen noch an allen Stellen gleich gebaut, indem sie aus abgeplatteten Zellen, die keine deutlichen Zellgrenzen aufweisen, zusammengesetzt sind. Erst während der weiteren Entwicklung, wo es zur allmählichen Umwachsung des Dotters kommt und die Cardioblasten sich in der hinteren Keimstreifenregion zu einem Herzrohr abschließen, ändert sich bedeutend das Aussehen der Cölomsäckchen. Ihr Lumen verkleinert sich bis zu einem kleinen Spalt, so daß sich das laterale Blatt mit dem medianen fast berührt, die Elemente des letzteren werden noch stärker abgeplattet, wodurch es wie eine ganz dünne Lamelle erscheint; im Gegensatz dazu nimmt der ganze mediane und dorsale Teil der Cölomwand bedeutend an Dicke zu, seine Elemente erscheinen größer, heller gefärbt und epithelartig angeordnet, wobei die Zellgrenzen sehr deutlich hervortreten; wir erkennen in ihnen die Vasoblastenlamelle, die zukünftig die Aorta aufbaut. Nachdem die Dotterumwachsung noch weitere Fortschritte gemacht hat, nähern sich die Cölomsäckchen mit ihren medianen, aus Vasoblasten aufgebauten Wänden einander und verwachsen auf dieselbe Weise wie die Cardioblastenstränge zu einem Rohr, welches uns die Aorta darstellt. Die Verwachsung der Cölomwände kommt zuerst in den vorderen Partien der Cölomsäckchen zustande, erst später in den hinteren, und sobald die Vereinigung der Vasoblasten am Ende der Cölomdivertikel stattgefunden hat, verlöten gleich hinter ihnen auch die Cardioblasten miteinander, so daß der Verschluß des Herzrohres sich eng an die Entwicklung der Kopfaorta anschließt. Auf Fig. 84 haben wir den Abschluß der Kopfaorta dargestellt. Ventralwärts über dem Stomodäum, zwischen den Gehirnganglien, haben sich die Vasoblasten schon zu einem Rohr verlötet, welches, da es nach vorn umbiegt, quer getroffen wurde; etwas dorsalwärts sind sie auch schon miteinander vereinigt, nur wurde hier die Wand der Aorta tangential angeschnitten, so daß ein Lumen nicht zu sehen ist, weiter dorsalwärts entfernen sich die Vasoblastenstränge voneinander, hier kam es also noch nicht zur Entwicklung des Aortarohres. Die letztgenannte Figur gibt uns, wie es mir scheint, einen ziemlich genauen Aufschluß über den ganzen Vorgang. Unerwähnt blieb noch die Frage über die morphologische Deutung des Aortalumens; auf Grund aller vorher näher beschriebenen Querschnitte wird es vollkommen klar, daß wir letzteres als einen Teil des Epineuralsinus auffassen müssen, welcher sich, wie bekannt, an jüngeren Stadien zwischen die noch unverwachsenen Vasoblastenstränge erstreckt und somit das künftige Aortalumen andeutet.

Der Bau der vollkommen entwickelten Kopfaorta kommt dem des Herzrohres sehr nahe, nämlich ihre Wände sind ähnlich wie die des Dorsalgefäßes aus zwei Zellensträngen aufgebaut, die sich dorsal und ventral zu einem Schlauch verlötet haben; rings um die Vasoblasten, die die eigentliche Aortawand ausmachen, finden wir noch von außen eine Adventitia mit stark abgeplatteten, weit voneinander gelagerten Kernen, die dem Aortarohr eng anliegt. Auf Fig. 79 haben wir ein Bruchstück von einem Sagittalschnitt abgebildet, welches uns den vorderen Abschnitt des Herzrohres und die sich daran anschließende Kopfaorta zeigt; wie es aus dieser Figur ersichtlich ist, läßt sich im entwickelten Zustande zwischen beiden Gefäßen schon keine scharfe Grenze ziehen, indem die Vasoblasten in ihrem ganzen Aussehen und in ihrer epithelartigen Anordnung fast vollkommen den Cardioblasten gleichen.

Im Gegensatz zur Entwicklung andrer Insekten, die uns darüber unterrichtet, daß in das Herzrohr noch vor seinem Abschlusse Blutzellen eindringen, konnte ich bei *Donacia* nie diesen Vorgang beobachten. An allen Präparaten, welche mir zur Verfügung standen, fand ich immer das Herzlumen leer und von Blutzellen frei, während man im Lumen der Kopfaorta sowohl nach vollendeter Entwicklung wie auch vorher, in Stadien, wo sich die Vasoblastenstränge erst aneinander anzulegen beginnen, immer ziemlich zahlreiche Blutzellen antrifft, die vom Epineuralsinus dorsalwärts zwischen die Cölomsäckchen herangewandert sind und zukünftig im Aortarohr eingeschlossen werden. Die Frage über das Eindringen der Blutzellen in das Dorsalgefäß bleibt somit für mich einstweilen unentschieden.

Eine Erwähnung verdienen noch die Paracardialzellen, die sich in der hinteren Keimstreifenregion dem Herzrohr zu beiden Seiten anlegen und als große, rundliche, ein stark granuliertes Plasma aufweisende Zellen leicht zu erkennen sind. Über ihre Herkunft bin ich zu Ergebnissen gekommen, welche mit diesen andrer Autoren nicht vollkommen übereinstimmen; ich konnte mich nämlich überzeugen, daß sie sich nicht aus den Cölomwänden entwickeln und somit nicht als Mesodermelemente aufzufassen sind, sondern daß sie der hinteren Entodermanhäufung entstammen, die, wie bekannt, nicht gänzlich zum Aufbau des Mitteldarmepithels aufgebraucht wird, sondern sich, teilweise ähnlich wie der median gelegene Entodermstrang, in die sie zusammensetzenden Elemente auflöst, welche dann frei im Epineuralsinus gelagert sind. Kurz nach der Auflösung der Entodermanhäufung nehmen die Entodermzellen an Größe zu und gewinnen allmählich das Aussehen der großen Blutkörperchen, worüber Näheres im vorigen Kapitel gesagt wurde; nur sind die in ihrem Zellplasma suspendierten Granula bei Hämatoxylinfärbung tiefviolett tingiert, wodurch die künftigen Paracardialzellen von den im Plasma gelbe Granula aufweisenden Blutkörperchen auseinander gehalten werden können. An älteren Stadien treffen wir die dunkel granulierten Zellen sowohl im Epineuralsinus, wie auch mehr dorsalwärts an, wo sie sich zwischen die Muskelanlagen und das Fettgewebe einzwängen und teilweise schon an die Cardioblasten anlegen, wo sie bis zur vollkommenen Entwicklung verharren. An noch älteren Stadien treten sie reichlicher an die Cardioblasten heran, so daß man fast auf jedem Querschnitt einige von ihnen dem Herzrohre von den Seiten angelagert auffindet. Ähnliche Verhältnisse haben wir eben auf Fig. 76 abgebildet.

Die vorher eingehender behandelten Vorgänge, welche zur Entwicklung der Blutgefäße bei *Donacia* führen, erlauben wir uns nochmals kurz zusammenzufassen: Sobald die Cardioblastenstränge auf die Dorsalseite des Eies emporgerückt sind, nähern sie sich dort einander und verschmelzen zu einem Rohr, dem Herzrohr. In der hintersten Keimstreifenpartie vereinigen sie sich zuerst ventral und erst später dorsal, so daß uns das Herzlumen auf einem gewissen Stadium einen Blutsinus darstellt, der ventral vom Mesoderm, dorsal aber vom Ectoderm begrenzt ist. In allen übrigen Regionen des Keimstreifens verschmelzen sie dagegen zuerst dorsal und erst später ventral. In der Gegend des Proctodäalendes geht das noch auf jüngeren Stadien nach unten offen stehende Herzlumen in einen Sinus über, welcher in seiner dorsalen Partie zwischen zwei Mesenteriallamellen, dagegen in seiner ventralen, wo er das Proctodäum ringartig umgibt, zwischen dem splanchnischen Mesoderm und dem Proctodäumepithel eingeschlossen ist. Sobald die Cardioblasten sich auch in dieser Gegend ventral geschlossen haben, verschwindet der Sinus und die Mesenteriallamellen vollkommen. Ähnlich wie in der zuletzt genannten Partie des Keimstreifens geht das Herzlumen auf einem gewissen Stadium, auch auf der Höhe des Mitteldarmes, in einen Spaltraum über, der seitlich durch kurze Mesenteriallamellen begrenzt wird und der ventral vom entodermalen Mitteldarmepithel abgeschlossen ist. Angesichts dessen, daß uns auf diesem Stadium das Herzlumen samt Spaltraum eine Höhle darstellt, die von Mesoderm und Entoderm begrenzt wird, können wir es als einen typischen Darmblutsinus auffassen. Auch in den vorderen Keimstreifenpartien trägt das Herzlumen vor der ventralen Vereinigung der Cardioblasten denselben Charakter, wobei hier ein Mesenterialsinus nicht zur Entwicklung kommt. Die Kopfaorta entwickelt sich aus den medianen Wänden der Intercalarcölomsäckchen, die sich zu Vasoblastensträngen differenzieren und zu einem Rohr verschmelzen. Während im Herzlumen keine Blutkörperchen anzutreffen sind, können wir sie in größerer Zahl in der Kopfaorta auffinden. Was die zeitlichen Differenzen, in denen der Abschluß der Blutgefäße zustande gebracht wird, betrifft, ist folgendes kurz zu bemerken: Gleichzeitig damit, wenn das Herzrohr in der hintersten Keimstreifenpartie angelegt wird, entwickelt sich von vorn die Kopfaorta; erst später wird das Dorsalgefäß im Anschluß an die Kopfaorta von vorn nach hinten und von hinten nach vorn allmählich abgeschlossen, so daß seine Entwicklung zuletzt eine kurze Strecke hinter der Nackenregion vollendet wird. Aus dieser Darstellung ergibt es sich aufs klarste, daß die Entwicklung der Kopfaorta gewissermaßen unabhängig von der des Herzens verläuft, und daß das ganze Blutgefäß, welches aus Herz und Kopfaorta zusammengesetzt ist, zuerst an beiden Eipolen und erst später allmählich gegen die Mitte des Keimstreifens angelegt wird.

Die embryonale Entwicklung der Blutgefäße bei den Insekten wurde in den letzten Arbeiten, mit sehr wenigen Ausnahmen, fast vollkommen außer acht gelassen, und doch würde, wie mir scheint, ein genaues Erforschen dieses Vorganges bei womöglich vielen Formen nicht uninteressant sein, angesichts dessen, daß in dem letzten Jahrzehnt einige neue Hämocöltheorien veröffentlicht wurden, die vielleicht nicht vollkommen mit den Ergebnissen der Insektenembryologie übereinstimmen. Schon auf Grund unsrer heutigen Kenntnis der Herzentwicklung bei den Insekten ergibt es sich wohl, daß der nämliche Vorgang nicht bei allen Formen auf dieselbe Weise verläuft und daß seine Varianten, obwohl sie beim ersten Anblick gering erscheinen, bei theoretischer Betrachtung sich nicht als unbedeutend ergeben werden. Ich weise hier nur darauf hin, daß, während bei manchen Formen das künftige Herzlumen durch die Anwesenheit seitlicher Blutlacunen schon gewissermaßen in einem jungen Stadium prädisponiert ist, solche Bluträume andern Insekten zu fehlen, oder nur in rudimentärem Zustande aufzutreten scheinen. Seitliche Blutlacunen hat, wie mir scheint, zuerst KOROTNEFF bei *Gryllotalpa* festgestellt, und die Angaben dieses Forschers wurden später seitens HEYMONS an einigen Orthopteren und bei Dermapteren bestätigt; diese Bluträume scheinen übrigens auch phylogenetisch älteren Tracheaten, wie den Myriopoden, was sich aus den Figuren HEYMONS' ergibt, nicht zu fehlen. Bei *Forficula* beschreibt sie HEYMONS folgendermaßen: »Nach der Umrollung des Keimstreifens zeigen sich an den dem Rücken emporwachsenden Seitenwänden zwei durch die ganze Länge des Körpers verlaufende Blutlacunen. Dieselben werden lateral begrenzt von den Cardioblasten, medial von der Anlage des Pericardialseptums.« Weiter sagt HEYMONS: »Mit fortschreitender Umwachsung des Dotters gelangen beide Blutlacunen immer weiter nach der Dorsalseite, bis sie sich dort in der Medianlinie berühren, von hinten angefangen miteinander verschmelzen und so das Herzrohr . . . bilden.« Auch bei *Gryllotalpa*, wie wir dies aus der Arbeit und aus den Figuren KOROTNEFFS wissen, grenzen die mächtig entwickelten Blutlacunen nicht unmittelbar an den Dotter an, sondern besitzen medianwärts eine mesodermale Wand, die als Fortsetzung des splanchnischen Mesoderms aufzufassen ist. Über den Abschluß des Herzrohres äußert sich KOROTNEFF folgendermaßen: »Durch weiteres Wachsen des Myoblastes werden die zwei Gefäßrinnen aneinander . . . genähert, bis ihre äußeren, dem Ectoderm anliegenden Wandungen zusammenstoßen. Dadurch entsteht ein Halbkanal, dessen Wände an der inneren Seite noch fehlen. Mit dieser offenen Seite legt sich der Blutkanal, oder das künftige Herz an den Mitteldarm und wird von der schon in dieser Zeit entstandenen muskulösen Hülle des Darmes geschlossen.« Stellen wir nun jetzt diese Angaben mit den Thesen der LANGschen Trophocöltheorie zusammen, so erkennt man, daß sie mit der letzteren nicht übereinstimmen. Die 51. These der Trophocöltheorie lautet nämlich wie folgt: »Das Zusammenwachsen der beiden Tröge erfolgt nicht gleichzeitig mit ihrem dorsalen und ventralen Rand, sondern es tritt zunächst die Verlötung der beiderseitigen dorsalen Ränder ein. Auf diesem Stadium ist das Herz ein rinnenförmiger, mediodorsaler Darmblutsinus, dessen Boden vom Darmepithel, dessen Decke von den als Cardioblasten bezeichneten Bestandteilen der Lamellen des dorsalen Mesenteriums gebildet wird . . .« In der dritten These derselben Theorie finden wir den Darmblutsinus folgendermaßen definiert: »Das Blutgefäßsystem bestand also in seinen ersten Anfängen aus dem Darmsinus, einem mit ernährender Flüssigkeit sich füllenden Spaltraum zwischen der epithelialen Wand des . . . Darmes und der contractilen Cölomwand . . .« Es ist nun klar, daß sowohl die paarig angelegten Blutlacunen, wie auch das in älteren Stadien nach unten offen stehende Herzlumen bei den Orthopteren und Dermapteren nicht als Darmblutsinuse gedeutet werden können, da sie nicht an das Darmepithel angrenzen, sondern eigne mesodermale Wände besitzen. Auch an jüngeren Stadien, an denen noch, wie bekannt, den seitlichen Blutlacunen medianwärts die mesodermale Wand fehlt, können sie auch nicht als Darmblutsinuse betrachtet werden, da sie in diesem Falle an den Dotter unmittelbar angrenzen, der doch als Darmhöhle aufgefaßt werden muß. Im Gegensatz zu den Angaben, die uns die Entwicklung der beiden vorher erwähnten Insektengruppen bietet, scheinen mir doch Vorgänge bekannt zu sein, die vielleicht mehr mit der Trophocöltheorie übereinstimmen werden. Ich meine hier die Entwicklung des Herzens bei *Donacia.* Bei diesem Käfer (wie auch bei manchen andern Coleopteren und Lepidopteren) kommt es nie zur Anlage von Blutlacunen, und das Umwachsen des Dotters geschieht hier auf die Weise, daß das Mitteldarmepithel dorsal ausgebildet wird, ehe noch die Cardioblasten auf der Dorsalseite des Eies angekommen sind. Der cardiale, dorsal geschlossene Halbkanal wird nun bei dieser Species dorsal vom Mesoderm, ventral aber vom Entoderm abgeschlossen, wodurch man ihm den morphologischen Wert eines echten Darmblutsinus, wie er uns aus der Entwicklung der Anneliden bekannt ist, beilegen kann. Gegen die Thesen der Throphocöltheorie sprechen aber andre Tatsachen, nämlich die Entwicklung der Blutkörperchen bei den Insekten. In der 37. These dieser Theorie lesen wir: »Die Hämocyten sind wahrscheinlich exotropisch sich loslösende Gebilde der cölethelialen Gefäßwände ...« Wir wissen aber aus einer Reihe von Untersuchungen SCHWANGARTS, NUSBAUMS und FULIŃSKIS und meiner, die sich auf einige Insektengruppen beziehen und die ich auch bei *Donacia* bestätigen konnte, daß die Blutzellen der Insekten entodermaler Herkunft sind und nichts Gemeinsames mit der Cölomwand haben. So glaube ich auf Grund dieser kurzen Erwägungen zum Schluß gekommen zu sein, daß die Entwicklung des Blutgefäßsystems bei den Insekten nicht vollkommen auf das Schema der LANGschen Trophocöltheorie zurückgeführt werden kann.

Gegen manche Thesen der LANGschen Throphocöltheorie hat sich später, wie bekannt, VEJDOVSKÝ auf Grund seiner Studien an Chätopoden und Hirudineen gewendet, indem er die Anwesenheit eines Vasotels annimmt, welches dem Entoderm entstammen soll; das Hämocöl würde somit als eine Höhle aufzufassen sein, die vom entodermalen Endothelium eingeschlossen wird. In bezug auf die Formen, die kein Endothelium aufweisen, greift er zur Hypothese über, daß hier die in den meisten Fällen das Endothelium aufbauenden Elemente sämtlich zu frei in den Bluträumen flottierenden Blutzellen wurden. Die Anschauungen VEJDOVSKÝS scheinen hinsichtlich des Blutgefäßsystems der Arthropoden eine Bestätigung erfahren zu haben, indem seitens einiger Autoren bei einigen Formen entweder echte Endothelien oder endothelartige Gebilde angetroffen wurden; hier ist die Arbeit FRANZS zu erwähnen, die den Bau des Araneenherzens behandelt, die Untersuchungen KOWALEWSKIS, SCHULGINS und BRAUERS, die sich auf das Herz der Skorpione beziehen und die Angaben GĄDZIKIEWICZS, welcher die embryonale Entwicklung des Herzens bei den Amphipoden und Isopoden studierte. Anderseits spricht gegen die Theorie Vejdovskýs die Herkunft dieser Gebilde, wie sie seitens der meisten Autoren festgestellt wurde. Franz hält nämlich die endothelialen Gebilde des Araneenherzens für Abkömmlinge der Muscularis, also für mesodermale Elemente, und ähnliches geben für das Herz der Skorpione alle drei vorher genannte Forscher an. Nur Gadzikiewicz läßt das Endothelium der Crustaceen nicht den Cardioblasten entstammen, sondern führt es auf die Hämocyten zurück, deren Herkunft ihm aber unsicher blieb. So würde auch die Anwesenheit eines Endothels vielleicht nicht immer zugunsten der Vejdovskýschen Anschauungen sprechen. Die vorher erwähnte Hypothese, wonach die Endothelzellen sich bei manchen Tiergruppen sämtlich zu Blutzellen verwandelt haben, erfährt hinsichtlich der embryonalen Entwicklung der Insekten keine Bestätigung, da hier nie Übergangselemente zwischen Endothelzellen und Blutzellen sicher nachgewiesen wurden, und nur die Feststellung dieser Tatsache würde die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme stärken. Anderseits scheinen mir die Anschauungen Vejdovskýs durch die Vorgänge der Insektenontogenie bestätigt zu werden. Ich meine hier den genetischen Zusammenhang, welcher zwischen dem Mitteldarm und den Endothelien bzw. Blutzellen herrscht und welchen eben Vejdovský in seiner Hämocöltheorie in den Vordergrund gestellt hat. Auf eine Reihe von Untersuchungen gestützt, sind wir heute zur Überzeugung gekommen, daß Blutzellen und Mitteldarmepithel gleicher Herkunft sind, indem sie beide Abkömmlinge des Entoderms darstellen. Dies berechtigt, in den nämlichen Vorgängen der Insektenentwicklung einen Anklang an das Gastrovascularsystem ihrer Vorfahren zu erblicken, welch' letzterer Vergleich, obwohl vielleicht in einem etwas andern Sinne, zuerst seitens Tichomiroff gezogen wurde.

VIII. Entwicklung des Dorsalorgans und der Rückenabschluß.

Über die Entwicklung des Dorsalorgans bei *Donacia* kann ich mich ganz kurz fassen, da sie fast auf dieselbe Weise zustande kommt wie bei andern Insekten. Sobald der Keimstreifen das Maximum der Dorsalkrümmung erreicht hat und allmählich in die Caudalkrümmung überzugehen beginnt, verlötet in der Nähe des hinteren Eipoles, auf der Ventralseite des Eies, das Amnion mit der Serosa zusammen, wonach eine Sprengung der verschmolzenen Hüllen stattfindet. Zuerst werden die Hüllen in der hinteren Region des Eies gesprengt, und von hier geht dieser Hülleneinriß allmählich nach vorn über. Die an der Einrißstelle zusammenhängenden Eihüllen werden auf die Dorsalseite des

Eies umgeschlagen, wo sie das Dorsalorgan bilden. Letzteres erstreckt sich zuerst fast auf die ganze Dorsalseite des Eies, indem es als ein ovales, etwas nach innen eingestülptes Feld erscheint, welches ringsum durch einen Wulst umgeben ist. An Schnitten finden wir den Wulst, wie auch das ovale Feld, aus einem hohen cylindrischen Epithel aufgebaut, welches deutlich Degenerationsmerkmale zeigt und gegen den Dotter nicht scharf abgegrenzt ist. Durch stärkeres Emporwachsen des Keimectoderms auf die Dorsalseite werden die Wülste, wie auch das ovale Feld, immer mehr nach innen gegen den Dotter verdrängt, so daß das Dorsalorgan danach die Form einer sackartigen Einstülpung aufweist, die stark in dorsoventraler Richtung abgeflacht ist. Endlich überwächst das Ectoderm das Dorsalorgan immer stärker, die Ectodermfalten vereinigen sich über ihm miteinander und es wird vollkommen unter die Eioberfläche verschoben; kurz danach verlieren seine Elemente den epithelialen Zusammenhang, sie zerstreuen sich im Dotter und degenerieren später vollkommen. Aus dieser Darstellung geht hervor, daß der Rückenabschluß bei *Donacia* nur seitens des Ectoderms bewirkt wird, wobei eine Teilnahme des Amnions ausgeschlossen ist. Hinsichtlich dieses Vorganges stimme ich mit den Angaben HEYMONS' überein und bestätige meine früher an Lepidopterenembryonen gemachten Beobachtungen. Die Frage über die phylogenetische Entwicklung des Dorsalorgans und seine Beziehung zu ähnlichen Gebilden, die ich bei *Donacia* an einem ganz jungen Stadium kurz nach der Differenzierung des Ectoderms feststellen konnte, habe ich eingehender in einem der vorigen Kapitel behandelt.

IX. Differenzierung der Önocyten.

Zur Zeit, wo die Tracheenstigmen angelegt werden, findet man knapp hinter ihnen und etwas lateral, im Bereiche des Ectoderms, größere abgerundete Zellen, die uns die Önocyten darstellen. Zuerst findet man ihrer wenige, sie sind zu einem Klümpchen angehäuft, welches sich nur etwas nach innen über das Ectodermepithel erhebt. In älteren Stadien vergrößert sich ihre Zahl, sie erscheinen dann als eine mächtigere Zellenanhäufung, die ziemlich weit gegen die Körperhöhle vorragt. An noch älteren Keimstreifen haben sich die Önocytenanhäufungen in ziemlich lange Zellenstränge umgewandelt, die mit dem einen Ende im Ectoderm stecken, dagegen mit dem andern an die lateral und längs verlaufenden Tracheenstämme herangetreten sind, wobei sie letztere teilweise umgeben. In diesem Entwicklungsstadium finden wir die Önocytenstränge auf Fig. 48 abgebildet. Die Önocyten erscheinen hier als ziemlich große, kreisrunde Zellen mit homogenem Plasma und dunkel tingierten, chromatinreichen Kernen. Sie legen sich dem Tracheenstamme von unten eng an und dringen teilweise zwischen den Fettkörper ein. Bei älteren Embryonen verlieren sie ihren Zusammenhang mit dem Ectoderm und kommen frei in der Körperhöhle um die Tracheenstämme herum zu liegen. Die streng metamerisch auftretenden Önocytenanhäufungen konnte ich bei *Donacia* vom ersten bis zum achten Abdominalsegment einschließlich feststellen, wobei sie in verschiedenen Körpersegmenten verschieden mächtig entwickelt sind. In den ersten Abdominalsegmenten erscheinen sie kleiner und an Zellen ärmer, während sie sich nach hinten allmählich vergrößern und dort als zellenreiche Anhäufungen auftreten.

Außer den metamerisch zu Klümpchen angehäuften Önocyten konnte ich bei *Donacia* noch eine andre Art von Zellen beobachten, welche auch dem Ectoderm entstammen und später in die Körperhöhle einwandern. Ihr Auftreten ist vollkommen unregelmäßig, und sie differenzieren sich im Ectoderm an verschiedenen Stellen. Auf Fig. 45 haben wir einen Querschnitt auf der Höhe des Proctodäalendes dargestellt, an welchem wir die Entwicklung dieser Zellen beobachten können. Ventralwärts, in der Nähe der Ganglienkette, finden wir im Ectoderm eine größere Zelle, die sich gegen die Körperhöhle keulenartig erweitert und über das Ectodermniveau erhebt. Etwas mehr dorsalwärts finden wir eine zweite ähnliche Zelle, die im Auswandern aus dem Ectoderm begriffen ist und endlich noch mehr dorsalwärts, unweit vom Pericardialseptum, treffen wir eine dritte größere Zelle an, die schon aus dem Ectoderm herausgewandert ist. Die Differenzierung und Auswanderung dieser Zellen aus dem Ectoderm findet an älteren Stadien hauptsächlich zahlreich in der Umgebung des Herzrohres, wie auch in der hinteren Region des Embryos auf der Höhe des Proctodäums statt. In der letztgenannten Gegend treten sie vor allem an der Grenze des Hautectoderms und des Proctodäumepithels auf, wo sie manchmal eine sehr bedeutende Größe erreichen und zu den größten Zellen des Insektenembryos gehören. In ihrem Aussehen kommen sie den zu Anhäufungen angesammelten Önocyten sehr nahe, mit denen sie auch gleicher Herkunft sind. Man würde sie somit als eine Art von Önocyten ansehen können. Eine rege Auswanderung einzelner Zellen aus dem Ectodermepithel konnte Wheeler bei *Doryphora* nachweisen, wobei seine diesbezüglichen Abbildungen viel Ähnlichkeit mit den unsrigen zeigen.

Die Verteilung der Önocytenanhäufungen gestaltet sich bei

Donacia ähnlich wie bei vielen andern Insektenspecies, indem sowohl hier wie auch in den meisten Fällen Önocyten nur in den ersten acht Abdominalsegmenten angetroffen werden; nur *Forficula,* wo Heymons sogar im elften Abdominalsegment solche aufweisen konnte, scheint darin eine Ausnahme zu machen.

X. Verlagerung der Genitalzellen und die Anlage der Geschlechtsdrüsen.

Die Differenzierung der Geschlechtsanlage wurde im ersten Kapitel dieser Arbeit näher behandelt, und wir haben dort die Genitalzellen auf einem Stadium verlassen, wo sie in Form einer kleinen Zellenanhäufung, in einem Niveau mit dem Ectoderm, am hinteren Eipol, etwas ventralwärts verschoben zu liegen kommen. Die Entwicklung der hinteren Amnionfalte leitet, wie bekannt, eine seichte Rinne ein, die am hinteren Eipol median angelegt wird; mit dem Erscheinen dieser Rinne ändert sich die Lage der Genitalzellen, indem sie unter das Ectodermepithel wandern und zwischen letzterem und dem Dotter Platz nehmen. Auf Fig. 18 haben wir einen Querschnitt in der Nähe des hinteren Eipols abgebildet: Wir sehen hier von der Ventralseite eine ectodermale seichte Einstülpung, welcher von außen drei Genitalzellen aufliegen, deren histologischer Charakter von dem der Ectodermzellen ganz verschieden ist. Im Vergleich mit letzteren erscheinen sie nie kubisch oder polygonal, sondern abgerundet und bei einer Färbung der Schnitte mit Hämatein und Fuchsinorange rosa tingiert. Ihr Kern weist eine etwas bedeutendere Größe als in den Ectodermelementen auf, wobei die feinen Chromatingranula meistens nur an der Kernperipherie auftreten. Sobald es zur Entwicklung der Amnionfalte und der Amnionhöhle kommt, finden wir die Genitalanlage am Boden der letzteren, an der Grenze zwischen dem Keimstreifen und der inneren Amnionlamelle gelagert, so daß sie uns immer, angesichts der großen Ähnlichkeit des Amnionepithels zum Keimstreifenectoderm auf jüngeren Stadien, deutlich darüber unterrichtet, wo der Keimstreifen endet und wo das Amnion beginnt. Auf Fig. 20 haben wir einen Querschnitt dargestellt, der aus der nächsten Umgebung des hinteren Eipoles stammt. Auf diesem Stadium ist die hintere Amnionfalte schon angelegt, und der abgebildete Querschnitt hat die innere Amnionlamelle tangential getroffen. In der Mitte dieses Querschnittes, die den Boden der noch ziemlich seichten Amnionhöhle darstellt, treffen wir vier rundliche, rosa gefärbte Zellen an, in denen wir die Genitalelemente erkennen. An der Grenze zwischen dem Keimstreifenectoderm und dem Amnion verbleibt die Genitalanlage auch an älteren Stadien, so daß man sie an einer Reihe von Keimstreifen steigenden Alters, die allmählich in die Dorsalkrümmung übergehen, immer an der nämlichen Stelle auffinden kann. Auf Fig. 11 haben wir das hintere Ende eines Keimstreifens sagittal durchschnitten dargestellt; dieser Sagittalschnitt gehört einem Stadium an, in welchem der Keimstreifen schon teilweise auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagen ist. Das Ectoderm geht ohne Grenze in das Entoderm über, denn zu dieser Zeit findet eben der Gastrulationsvorgang in dieser Keimstreifenregion statt; wir erblicken nun hier an der Stelle zwischen dem Keimstreifen und dem Amnion ein kleines Zellenhäufchen, das uns die Genitalanlage darstellt. Die Genitalzellen sind hier etwas zahlreicher vorhanden wie an jüngeren Stadien, auch haben sie etwas an Größe zugenommen und gehören in diesem Stadium zu den voluminösesten Elementen des Keimstreifens. Ähnliches ergibt sich auch aus der Fig. 68, die uns den hinteren Abschnitt eines dorsal gekrümmten Keimstreifens in toto darstellt; wir erklicken hier an seinem Ende die Genitalanlage, die aus vier Zellen zusammengesetzt erscheint und die Form einer kleinen Auftreibung zeigt. Während der weiteren Entwicklung verläßt die Genitalanlage ihren früheren Platz und verschiebt sich ein wenig oralwärts. Darüber unterrichtet uns Fig. 43. Wir haben hier das hintere Ende eines Keimstreifens, der das Maximum der Dorsalkrümmung erreicht hat, an einem Sagittalschnitt abgebildet. Die Genitalzellen kommen jetzt nicht mehr zwischen Amnion und Keimstreifen zu liegen, sondern sind eine kurze Strecke nach vorn gewandert und befinden sich auf der Höhe des elften Abdominalsegments, der hinteren Entodermanhäufung aufgelagert. Manche von ihnen erscheinen wie vorher rundlich, andre haben aber eine birnenförmige Gestalt angenommen, wobei der zugespitzte Abschnitt des Zellenleibes in einen langen dünnen Plasmaausläufer übergeht, welcher zwischen die Dotterballen eindringt und als nutritive Einrichtung aufzufassen ist. An Querschnitten durch die nämlichen Stadien hat die Genitalanlage die Form einer kleinen unpaarigen Zellenplatte, die median über dem Entoderm gelegen ist. In älteren Stadien, wo es zur Entwicklung des Proctodäums und der Cölomsäcke kommt, dringt die Genitalanlage noch weiter voran, und wir treffen sie auf der Höhe des zehnten Abdominalsegments. Ihr Aussehen hat sich darunter bedeutend geändert, indem sie sich in zwei Zellenhäufchen teilte, von denen jedes vier bis fünf Zellen besitzt und lateralwärts verschoben erscheint. Die Zellen eines jeden von den zwei Häufchen liegen nicht mehr so eng aneinander wie vorher, sondern zeigen einen ziemlich losen Zusammenhang. Einige von ihnen finden wir an der Grenze des

Mesoderms und des Dotters, andre haben sich ziemlich tief zwischen die Mesodermelemente eingekeilt, manchmal sehen wir sie ringsum von Mesodermzellen umgeben und tief ins Mesoderm verlagert. Durchmustern wir mehr in der Entwicklung fortgeschrittene Keimstreifen, so überzeugen wir uns, daß die Genitalzellen noch weiter nach vorn gewandert sind und sich auf der Höhe des neunten und achten Abdominalsegments befinden. Auf Fig. 26 haben wir das neunte und achte Abdominalsegment in einem sagittalen Durchschnitte abgebildet. Wir erkennen hier gleich die Genitalzellen, die in ihrem Aussehen vollkommen denen auf jüngeren Stadien gleich sind. Sie liegen hier tief im Mesoderm versenkt und sind in allen Gegenden der Cölomdivertikel anzutreffen. Eine von den vier Zellen, die wir auf Fig. 26 sehen, lagert im splanchnischen Blatt, drei liegen auf der Höhe der Dissepimente, während die vierte in das Cölom des achten Abdominalsegments eingedrungen ist. Einen besseren Aufschluß über die Beziehung der Genitalzellen zu den Cölomsäcken gibt uns Fig. 28, die uns einen Querschnitt durch das neunte Abdominalsegment darstellt. Wir erkennen hier sowohl im rechten, wie auch linken Cölomdivertikel Genitalzellen, von denen zwei fast frei im Cölom zu liegen kommen, während die dritte in das splanchnische Blatt eingekeilt erscheint. Die Wanderung der Genitalzellen können wir uns auf Grund unsrer Abbildungen nur auf diese Weise denken, daß sie vom äußersten Ende des Keimstreifens bis ans neunte Abdominalsegment zwischen dem Entoderm und dem Dotter vorangleiten, in diesem Segment lateralwärts in das Mesoderm eindringen und sich weiter bis ins achte Segment vorschieben, wobei manche von ihnen die Dissepimentwände passieren. Im achten und neunten Abdominalsegment verweilen die Genitalzellen ziemlich lange, nämlich bis zur Zeit, wo die Cölomsäcke sich bedeutend differenziert haben und wo es zur Entwicklung des Epineuralsinus, der Fettkörperanlage und der Geschlechtsleiste gekommen ist. Erst später treffen wir die Genitalzellen im siebenten Abdominalabschnitt an, wo sie teilweise ziemlich frei gelagert sind, größtenteils aber der Geschlechtsleiste und dem splanchnischen Mesoderm in ihrer Umgebung anliegen. Auf einer Reihe von noch älteren Stadien beobachten wir Vorgänge, die aus der Entwicklung andrer Insekten bekannt sind. Die Genitalzellen erscheinen beiderseits zu einem Häufchen angesammelt, welches ringsum durch stark abgeplattete Mesodermzellen, das sog. Epithel der Geschlechtsdrüse, bedeckt ist und mit der Geschlechtsleiste, die sich darunter in die Endfadenplatten umgewandelt hat, dorsalwärts in Zusammenhang steht. Damit ist die Geschlechtsdrüse angelegt.

Im Gegensatz zu den Angaben älterer Autoren (Heider, Wheeler), die die Geschlechtszellen bei Coleopteren erst in den Cölomsäcken nachweisen konnten, wurden seitens Lecaillon an ganz jungen Stadien, gleichzeitig mit der Entwicklung des Ectoderms Zellen nachgewiesen, die dieser Autor als Genitalzellen deutet; einen zureichenden Beweis dafür, daß die polar gelegenen Zellen wirklich als Genitalelemente aufzufassen sind, hat er aber, wie es mir scheint, nicht erbracht, denn er hat die Wanderung der Geschlechtszellen fast vollkommen außer acht gelassen, und nur ein genaues Erforschen dieses Vorganges würde uns zur erwähnten Annahme berechtigen. Auch Friederichs, der bei *Donacia* die Differenzierung der Geschlechtsanlage zuerst beobachtet hat, widmete der Wanderung der Genitalzellen keine Aufmerksamkeit. Ich hoffe nun auf Grund meiner Untersuchungen, die eben die Wanderung der Geschlechtszellen bis ins siebente Abdominalsegment, wo es zur Anlage der Geschlechtsdrüse kommt, betreffen, zuerst für die Coleopteren einen sicheren Beweis dafür gegeben zu haben, daß wir in dem polar an jungen Stadien gelegenen Zellenhäufchen wirklich die Geschlechtsanlage zu erblicken haben, was früher seitens Heymons' für Orthopteren und Dermapteren vollkommen klargelegt wurde. Auch Saling, der neuerdings bei *Tenebrio* die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen studierte, weiß über die Wanderung der Genitalzellen nichts Sicheres anzugeben, da letztere in diesem Objekt während ihres Voranschiebens sehr ähnlich den Mesodermelementen sind und sich von ihnen nicht unterscheiden lassen, was übrigens auch seitens andrer Autoren (Schwangart) behauptet wird. Ich muß nun hervorheben, daß *Donacia* ein sehr günstiges Objekt zum Studium dieses Vorganges ist, indem man an Keimstreifen verschiedenen Alters die Genitalzellen ziemlich leicht von den Mesodermzellen unterscheiden kann. Die Wanderung der Genitalzellen zeigt bei *Donacia* im Vergleich mit dem analogen Vorgange bei Orthopteren und Dermapteren gewisse Eigentümlichkeiten, auf die ich etwas näher eingehen will. Bei *Forficula* wird dieser Prozeß seitens Heymons' folgendermaßen geschildert: »Die Wanderung findet meist in Kontakt mit der Mesodermschicht statt, geht zuweilen aber ganz frei durch den Dotter hindurch.« Bei den Orthopteren konnte Heymons auch ein Voranrücken der Genitalzellen an der Grenze zwischen dem Mesoderm und dem Dotter beobachten. Bei *Donacia* gestalten sich aber die Verhältnisse, was sich aus der vorherigen Darstellung ergibt, etwas verschieden. Hier wandern die Genitalzellen an der Oberfläche des Dotters nur bis zum zehnten Abdominalsegment, wonach sie in das Mesoderm eindringen und ihren weiteren Weg nach vorn, im Bereiche des Mesoderms, durch das Passieren einiger Cölomsäcke, zurücklegen. Auch die Teilung der Genitalanlage in zwei Zellenhäufchen findet bei *Donacia* wo anders statt, wie bei andern Formen. Bei *Gryllus* (HEYMONS) befindet sich die noch unpaarige Genitalanlage »im vorderen, noch unsegmentierten Abdominalteil, ihre Zellen . . . füllen . . . die ganze Konkavität des . . . hufeisenförmigen Keimstreifens aus«. Ferner lesen wir in der Arbeit HEYMONS': »Im Laufe der weiteren Entwicklung kommen die Ursegmente auch im Abdominalteile zur Ausbildung, und es teilt sich . . . das median gelegene Häufchen von Geschlechtszellen in zwei gleiche Hälften.« SALING bildet uns auch einen Querschnitt ab, an dem die Genitalanlage unpaarig erscheint, obwohl ersterer, wie es aus seiner ganzen Darstellung hervorgeht, keinem von den zwei letzten Abdominalsegmenten angehört, sondern eine mehr nach vorn gelegene Körperpartie getroffen hat. Stellen wir diese Angaben mit unsern Beobachtungen an *Donacia* zusammen, so ergibt es sich, daß bei den Orthopteren und bei *Tenebrio* die Teilung der Genitalanlage in zwei Hälften an einer mehr nach vorn gelegenen Stelle zustande kommt, während sie bei *Donacia* im zehnten Abdominalsegment stattfindet.

XI. Einige Anmerkungen über Dotterzellen und Paracyten.

Da das Verhalten der Dotterelemente seitens FRIEDERICHS' eingehend behandelt wurde, beschränke ich mich auf einige Angaben, die seine Beobachtungen ergänzen werden. Ich weise hier vor allem auf die epithelförmige Anordnung der Dotterballen in Stadien, wo der Mitteldarm zum Abschluß gelangt, hin; sie erscheinen hier eng aneinander gepreßt, kubisch und bilden eine einheitliche Schicht, die das Mitteldarmepithel von innen auskleidet. Mit der allmählichen Verflüssigung des Dotters wird zuletzt die Anordnung der Dotterballen zerstört. Die Paracytenbildung, an der alle Keimblätter beteiligt sind, findet hauptsächlich rege in der hinteren Keimstreifenregion auf dem Gastrulastadium statt. Wir finden in dieser Gegend (Fig. 17) mächtige Paracytenanhäufungen, die der Gastraleinstülpung von beiden Seiten anliegen.

XII. Zur Entwicklung des Nerven- und Tracheensystems.

An noch ziemlich jungen Keimstreifen, die in die Dorsalkrümmung übergehen und bei denen es kurz darauf zur Anlage der Stomodäal- und Proctodäaleinstülpung kommt, erblicken wir längs der Medianlinie eine Furche, die zu beiden Seiten durch ectodermale, bandförmige

Erhebungen begrenzt wird. Wir erkennen in ersterer die Neuralrinne, die, wie bekannt, dem medianen Nervenstrange den Anfang gibt, während uns die letzteren die Neuralwülste darstellen, aus denen sich später die paarigen, lateralen Nervenstränge entwickeln. Die Neuralrinne, wie auch die Neuralwülste reichen an etwas älteren Stadien bis knapp an die Stomodäaleinstülpung, nach hinten aber erstrecken sie sich bis ins elfte Abdominalsegment und treten in die Nähe der Proctodäaleinstülpung. Zuerst erscheinen die Neuralwülste unsegmentiert, erst später läßt sich an ihnen eine Segmentierung wahrnehmen, die allmählich von vorn nach hinten zum Vorschein kommt und die ihren Ausdruck in den Verdickungen der Neuralwülste auf der Höhe der Körpersegmente findet. Untersuchen wir die Entwicklung der Neuralwülste an Querschnitten, die zu diesem Zwecke besonders lehrreich sind, so überzeugen wir uns, daß das Ectoderm in der nächsten Umgebung der Neuralrinne, deren Elemente denen des übrigen Ectodermepithels gleichen, mehrschichtig erscheint und hier und da größere Zellen erkennen läßt. Aber erst auf älteren Stadien, wo die Segmentierung der Neuralwülste schon eingetreten ist, finden wir das Ectoderm zu beiden Seiten der Neuralrinne deutlich zweischichtig, wobei seine äußere, dermatogene Schicht aus gewöhnlichen Ectodermzellen aufgebaut ist, während die innere, neurogene, aus großen, blaß tingierten Zellen, den Neuroblasten, besteht. Die Zahl der Neuroblasten ist bei *Donacia* gewissermaßen konstant, indem man auf der Höhe der Körpersegmente zu beiden Seiten der Neuralrinne ihrer drei (Fig. 32) antrifft. In den intersegmentalen Partien und im elften Abdominalsegment finden wir ihrer weniger, dagegen in der ganzen Kopflappenregion treten die Neuroblasten viel zahlreicher auf, und sie erscheinen hier nicht zu einer Schicht angeordnet, sondern kommen oft übereinander zu liegen. Hierauf trennen sich die Neuroblasten von der dermatogenen Schicht vollkommen ab und produzieren gegen den Epineuralsinus Nervenzellen. Durch rege Teilung aller Neuroblasten wird bald eine größere Zahl von Nervenzellen entwickelt, die an Querschnitten zu Zellensträngen angeordnet erscheinen, von denen jeder einem Neuroblast aufsitzt. Da die Produzierung der Nervenzellen auf der Höhe der Körpersegmente reger vorangeht, kommt es bald auf den nämlichen Stellen zur Entwicklung großer Zellenanhäufungen, die uns die Anlagen der Ganglien darstellen. Sobald dieser Vorgang schon ziemlich weit vorgeschritten erscheint, differenziert sich das Ectoderm auch längs der Neuralrinne. Auf der Höhe der intersegmentalen Partien spaltet sich das Ectoderm in eine dermatogene und neurogene Schicht, während sich die Elemente am

Boden der Neuralrinne auf der Höhe der Ganglien bedeutend vergrößern und später nach innen zwischen die lateralen Ganglienmassen verdrängen, von außen vom Ectoderm überwachsen werden. Auf älteren Stadien kommt es zur Entwicklung der Punktsubstanz, die zuerst an den Ganglienmassen dorsal angelegt und erst später von den Nervenzellen ringsum umwachsen wird. Zuerst erscheinen die Anlagen der Quercommissuren, an deren Aufbau sowohl die lateralen Zellenanhäufungen, wie auch der mediane Nervenstrang beteiligt ist, erst später werden auch die Längscommissuren ausgebildet, die ihre Entwicklung den lateralen Zellenmassen verdanken.

Der Bau des fast vollkommen entwickelten Bauchganglions stellt sich bei *Donacia* ähnlich wie bei andern Insekten dar. Wir erkennen hier fünf Zellenpakete, die voneinander teilweise durch die Punktsubstanz getrennt sind; es sind dies nämlich zwei laterale, mächtige Zellenmassen und drei mediane, kleinere Zellenanhäufungen. Die lateralen Zellenmassen entwickeln sich, wie aus der vorherigen Darstellung hervorgeht, aus den lateralen Nervensträngen, die erste und zweite mediane Zellenanhäufung aus dem ganglionären Abschnitt des medianen Zellenstranges und die dritte, worin ich mit GRABER und HEYMONS übereinstimme, aus dem interganglionären Teil des letzteren.

Im ganzen konnte ich bei *Donacia* an jungen Stadien 20 Ganglienpaare wahrnehmen, wobei das letzte, im elften Abdominalsegment gelegene, rudimentär erscheint und frühe mit dem vorletzten verschmilzt. Später tritt eine weitere sekundäre Verwachsung mancher Ganglien miteinander ein; so verschmelzen die drei Ganglien des Protocephaleums zum Gehirn, die drei Ganglien des Gnathocephaleums zum Schlundganglion und die drei letzten Abdominalganglien, von denen das zehnte schon ein Doppelganglion ist, zu einem mächtigen Abdominalganglion. Nach vollzogener Verwachsung mancher Ganglien miteinander wird somit bei fast vollkommen entwickelten Embryonen die Ganglienzahl bis auf 13 reduziert.

Hinsichtlich der Zahl der Abdominalganglien in jungen Stadien von *Donacia* stimme ich mit den die *Gryllotalpa*- und *Periplaneta*-Entwicklung betreffenden Angaben HEYMONS' vollkommen überein. HEYMONS äußert sich darüber folgendermaßen: »Bei letzterem Insekt (d. i. bei *Gryllotalpa*) treten die Neuralwülste im elften Abdominalsegment mit derselben Deutlichkeit wie in den vorhergehenden Körperabschnitten auf.« Weiter sagt er: »Die im elften Abdominalsegment angelegten Neuralwülste bilden sich zu einem Ganglion um ... Schon frühzeitig legt es sich innig dem zehnten Abdominalsegment an, mit dessen Hinterende es verschmilzt.« Im Gegensatz zu meinen Befunden werden seitens andrer Autoren bei Coleopteren nur zehn Abdominalganglien angetroffen, diese Zahl wurde von GRABER für *Hydrophilus*, *Lina* und *Meloe* angegeben, wobei aber bemerkt sei, daß dieser Autor auch bei *Gryllotalpa*, wo neuerdings sicher elf Abdominalsegmente nachgewiesen wurden, ihrer auch nur zehn zählen konnte. Von den Arbeiten, die sich auf die Coleopterenembryologie beziehen, weiß ich nur die Untersuchungen WHEELERS an *Doryphora* zu nennen, wo auch elf Abdominalsegmente aufgefunden wurden. Es ist möglich, daß bei manchen Coleopterenspecies das elfte Abdominalganglion noch mehr rudimentär erscheint als bei *Doryphora* und *Donacia*, und daß es deswegen vielleicht übersehen wurde; diese Vermutung angenommen, wird uns vielleicht die Verschiedenheit der Angaben verständlich sein.

Eine Concrescenz der Abdominalganglien mit den Thoracalganglien, die bei andern Insektengruppen (Orthopteren nach HEYMONS) beobachtet wurde, findet bei *Donacia* nicht statt, und dasselbe scheint auch andre Coleopteren zu betreffen.

Die Entwicklung des Tracheensystems verläuft im großen und ganzen ähnlich wie bei andern Insekten, nur hier und da zeigt die *Donacia*-Entwicklung manche Eigentümlichkeiten, die an dieser Stelle berücksichtigt werden sollen. Die Anlage der Tracheenstigmen erfolgt kurz darauf, nachdem die Neuralwülste einen segmentierten Bau angenommen haben. An jungen *Donacia*-Embryonen konnte ich elf Stigmenpaare wahrnehmen, die am Meso- und Metathorax und an den ersten neun Abdominalsegmenten gelegen sind. Alle Stigmen haben mit Ausnahme des letzten Stigmenpaares das Aussehen enger, ovaler Spalten, die an jungen Stadien nach innen in ziemlich geräumige Ectodermeinstülpungen übergehen, welch' letztere uns die Anlagen der mächtigen lateralen Tracheenstämme darstellen. Eigentümlich gestaltet sich die Entwicklung des letzten Stigmenpaares: Wir sehen nämlich an jungen Keimstreifen am neunten Abdominalsegment, welches schon von vorn an eine größere Breite wie die übrigen Abdominalsegmente aufweist, zwei große und tiefe, ectodermale Einstülpungen, die links und rechts von den Neuralwülsten angelegt werden und aus denen sich die Endabschnitte der lateralen Tracheenstämme entwickeln. Während sich die genannten Einstülpungen immer weiter nach innen vertiefen, ändern ihre Wände in der Umgebung der Keimstreifenoberfläche ihr Aussehen. Das kubische Ectodermepithel verändert sich in dieser Gegend allmählich in ein sehr hohes Cylinderepithel, dessen Elemente eine spindelförmige Gestalt annehmen und dessen Plasma in der dem Einstülpungslumen zugekehrten Partie deutlich eine fädige Struktur zeigt. Kurz darauf wird rings um die Stigmaöffnung reichlich Chitin ausgeschieden, aus welchem sich allmählich ein hohles, zahnartiges Gebilde entwickelt, welches den caudal-gekrümmten Embryonen eng an die Ventralseite angepreßt ist und dessen wichtige Bedeutung für den Atmungsprozeß schon seitens SIEBOLD erkannt wurde.

In bezug auf die Zahl der abdominalen Stigmenpaare stimmen meine Angaben nicht mit denen mancher andrer Autoren überein. GRABER äußert sich darüber folgendermaßen: »Hinsichtlich des Auftretens der abdominalen Stigmen stimmen die meisten vorliegenden Daten zunächst darin überein, daß solche meistens nur auf den ersten acht Hinterleibssomiten vorkommen.« Dafür sprechen die Untersuchungen BÜTSCHLIS an *Apis*, TICHOMIROFFS an *Bombyx*, CARRIÈRES an *Chalicodoma*, GRABERS an *Meloe*, *Hydrophilus*, *Gryllotalpa*, *Mantis* und *Lina* u. a. Meine Beobachtungen stehen dafür im Einklang mit den Angaben HEIDERS für *Hydrophilus* und KOROTNEFFS für *Gryllotalpa*, indem seitens dieser Forscher an den erwähnten Formen auch neun abdominale Stigmenpaare nachgewiesen wurden, ähnlich wie ich dies bei *Donacia* feststellen konnte. Die Zahl und Lagerung der thoracalen Stigmen ist bei *Donacia* dieselbe, wie bei den meisten Insektengruppen, worin, wie bekannt, die Lepidopteren eine Ausnahme machen, indem bei ihnen ein Prothoraxstigma aufgefunden wurde. Letzteres hat WHEELER auch bei *Doryphora* beschrieben, doch ist dies, wie mir scheint, bis jetzt der einzige Fall, wo ein Prothoraxstigma für Coleopterenembryonen nachgewiesen worden ist.

Lemberg, im Juni 1908.

Literaturverzeichnis.

1. H. AYERS, On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. III. Nr. 7. 1884.
2. R. S. BERGH, Beiträge zur Embryologie d. Crustaceen. II. Die Drehung d. Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorgans bei Gammarus pulex. Zool. Jahrbücher. Bd. VII.
3. — Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte. Bd. XIX. H. II. 1902.
4. A. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions II. Diese Zeitschr. Bd. LIX.
5. N. BOBRETZKY, Über die Bildung des Blastoderms u. der Keimblätter bei den Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

6. O. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte d. Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.

7. — Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von Musca. Morph. Jahrbuch. Bd. XIV. 1888.

8. J. Carrière, Die Entwicklung d. Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.

9. — u. O. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte d. Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. Vol. LXIX. 1897.

10. N. Cholodkovsky, Über die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anzeiger. Jahrg. 11. 1888.

11. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVIII. 1889.

12. — Zur Embryologie von Blatta germanica. Zool. Anzeiger. Jahrg. 13. 1890.

13. — Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mem. usw. St. Petersburg. T. XXXVIII. 1891.

14. A. Claypole, The Embryology and Oögenesis of Anurida Maritima (Guér.). Journal of Morphology. Vol. XIV. 1898.

15. S. Czerski, Powstawanie jelita srodkowego u Meloë violaceus Marsch. Polskie Arch. nauk biol. i lekarskich. T. II. 1904.

16. A. Dohrn, Zur Embryologie d. Arthropoden. Centralbl. f. d. medicin. Wissenschaften. Nr. 54. 1866.

17. O. Dickel, Entwickelungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVII. 1904.

18. P. Deegener, Entwicklung d. Mundwerkzeuge u. d. Darmkanals bei Hydrophilus. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 1900.

19. H. Eisig, Zur Entwicklungsgeschichte d. Capitelliden. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Vol. XIII. 1899.

20. K. Escherich, Über die Bildung d. Keimblätter bei den Musciden. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. T. LXXVII. 1900.

21. — Das Insekten-Entoderm. Biolog. Centralbl. T. XXI. 1901.

22. V. Franz, Über die Struktur des Herzens und die Entstehung von Blutzellen bei Spinnen. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.

23. V. Faussek, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralbl. Bd. XII. 1892.

24. K. Friederichs, Untersuchungen über die Entstehung d. Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nov. Acta Ac. Leop. Car. Bd. LXXXV. 1906.

25. W. Gadzikiewicz, Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden. Zoolog. Anz. Bd. XXIX. 1905.

26. M. Ganin, O jelicie środkowem owadów. Izwiestia Warsz. Uniwersyteta. 1874 (Russisch).

27. A. Giardina, Primi stadi embrionali della Mantis religiosa. Monitore Zool. Ital. anno 8. 1897.

28. V. Graber, Vorläufige Ergebnisse einer größeren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insekten. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XV. 1878.

29. — Die Insekten 2. Teil: Vergleichende Lebens- u. Entwicklungsgeschichte d. Insekten. Die Naturkräfte. München 1879.

30. V. Graber, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung d. Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. XIV. 1888.

31. — Über die Polypodie der Insektenembryonen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888.

32. — Vergleichende Studien über die Embryologie d. Insekten und insbesondere d. Musciden. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. LVI 1889.

33. — Vergleichende Studien am Keimstreifen d. Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. LVII. 1890.

34. — Beiträge zur vergleichenden Embryologie d. Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. LVIII. 1891.

35. — Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anzeiger. Jhrg. XIV. 1891.

36. B. Grassi, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. Vol. XVIII. 1884.

37. E. Haase, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrbuch. Vol. XV. 1889.

38. E. Haeckel, Studien zur Gasträatheorie. Jena 1877.

39. B. Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI. 1877.

40. F. Heathcote, The early development of Iulus. Quart. Journal Micr. Sc. Vol. XXVI. 1886.

41. K. Heider, Über die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus L. Abhandl. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1885.

42. — Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. Jena 1889.

43. — Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralbl. Jahrg. IV. 1897.

44. O. u. R. Hertwig, Die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.

45. R. Heymons, Die Entwicklung der Cölomsäcke von Phyllodromia (Blatta) germanica. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellschaft 1892.

46. — Über die Entwicklung d. Ohrwurms (Forficula auricularia L.). Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1893.

47. — Über die Entwicklung d. Geschlechtszellen bei den Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1893.

48. — Über die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1894.

49. — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren u. Orthopteren. Jena 1895.

50. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Diese Zeitschr. Vol. LXII. 1897.

51. — Über die Bildung und Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin 1897.

52. — Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsber. d. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin 18. 1898.

53. — Die Entwicklungsgeschichte d. Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. 1901—1902.

54. — u. H., Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. 1905.

55. — Drei neue Arbeiten über Insektenkeimblätter. Zoolog. Centralbl. Bd. XII. 1905.

56. J. Hirschler, Embryologische Untersuchungen an Catocala nupta L. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1906.

57. — Spostrzeżenia nad rozwojem zarodkowym motyli. (Entwicklungsgeschichtliche Studien an Lepidopteren.) Arch. naukowe. Wiss. Archiv. Bd. I. 1907.

58. — Über leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwicklung bei Donacia (Coleoptera). Zoolog. Anz. Bd. XXXI. 1907.

59. — Beiträge zur embryonalen Entwicklung der Coleopteren. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1908.

60. W. Karawajew, K jembrionalnomu razwytiju Pyrrhocoris apterus L. Izwiestija kiewsk. obszczestw. estestwoispytatelej 1893.

61. J. Kennel, Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii Blanch. u. Peripatus torquatus n. sp. 1. u. 2. Teil. Arbeit. zool. zoot. Instit. Würzburg. Bd. VII u. VIII. 1885 u. 1888.

62. O. Kölliker, Observationes de prima insectorum genesi. Zürich 1842.

63. A. Korotneff, Die Embryologie d. Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

64. — Zur Entwicklung d. Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biolog. Centralbl. Bd. XIV. 1894.

65. — Zur Embryologie von Pyrosoma. Mitteilg. zool. Stat. Neapel. Bd. XVII. 1905.

66. Korschelt u. Heider, Lehrbuch d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. wirbellosen Tiere. Jena 1892.

67. M. V. Koulaguin, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Diese Zeitschr. Bd. LXIII.

68. A. Kowalewski, Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. T. XVI. 1871.

69. — Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biologisch. Centralbl. Bd. VI. 1886.

70. — u. M. Schulgin, Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (Androctonus ornatus). Biol. Centralbl. Bd. VI.

71. A. Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVIII. 1903.

72. A. Lécaillon, Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

73. W. S. Marshall and P. H. Dernehl, Contributions toward the Embryology and Anatomy of Polistes pallipes (Hymenopteron) I. The Formation of the Blastoderm and the first Arrangement of its Cells. (Diese Zeitschrift Bd. LXXX. 1906.

74. P. Marchal, Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. Arch. de Zool. expér. T. II. 1904.

75. — Les Platygastres. Arch. zool. expér. T. IV. 1906.

76. P. Mayer, Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. X. 1876.

77. A. D. Mead, The early Development of marine Annelids. Journ. of Morphol. Vol. XIII. 1897.

78. N. Melnikow, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insekten. Arch. f. Naturgesch. 35. Jahrg. 1869.

79. E. Metschnikoff, Embryologie der doppelfüßigen Myriopoden (Chilognatha). Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.

80. — Embryologisches über Geophilus. Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875.

81. W. Noack, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.

82. J. Nusbaum, Vorläufige Mitteilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anzeiger. Jahrg. 6. 1883.

83. — The embryonic development of the Kockroach by L. C. Miall and A. Denny. London 1886.

84. — Die Entwicklung der Keimblätter bei Meloë proscarabaeus Marsham. Biol. Centralbl. Vol. VIII. 1888.

85. — Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens u. d. Bauchanhänge der Insektenembryonen. Biolog. Centralbl. Bd. IX. 1889.

86. — Przyczynek do embryologii maika (Meloë proscarabaeus Marscham). Kosmos 1891.

87. — u. B. Fuliński, Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia (Blatta) germanica L. Zool. Anzeiger. Bd. XXX. 1906.

88. H. Otto u. C. Tönniges, Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. LXXX. 1906.

89. W. Patten, The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.

90. A. Petrunkewitsch, Über die Entwicklung des Herzens bei Agelastica alni L. Zool. Anz. Bd. XXI.

91. L. Rabito, Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Palermo 1898.

92. R. Ritter, Die Entwicklung d. Geschlechtsorgane u. d. Darmes bei Chironomus. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.

93. T. Saling, Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor L. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVI.

94. F. Schwangart, Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.

95. — Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biolog. Centralbl. Bd. XXV. 1905.

96. — Über die Beziehungen zwischen Darm- u. Blutzellenbildung bei Endromis versicolor L. (Ein Beitrag zur Endothelfrage). Sitzungsber. d. Gesellschaft f. Morph. u. Phys. in München 1906.

97. W. Schimkewitsch, Über die Entwicklung v. Telyphonus caudatus L., verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906.

98. F. Schwartze, Zur Kenntnis d. Darmentwicklung bei Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.

99. A. Sedgwick, The development of the Cape Species of Peripatus. Quart. Journ. Micr. Sc. 1885—89.

100. S. Sheldon, On the development of Peripatus Novae Zelandiae. Quart. Journ. Micr. Sc. 1888—89.

101. A. Tichomirow, Über die Entwicklungsgeschichte d. Seidenwurms. Zool. Anzeiger. Hwg. 2. 1879.

102. — Istorija razwytija tutowago szelkoprjada (Bombyx mori L.) w jajcu. Izwiestija imp. obszczestwa ljubytelej estestwoz. antrop. T. XXXII. 1882.

103. — Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Festschr. z. 70. Geburtst. R. Leuckarts. Leipzig 1892.

104. O. Tichomirowa, Przyczynek do rozwoju Chrysopa. VIII Źjazd ros. zoologów w Petersburgu ref. Biolog. Centralbl. T. X.

105. — Sur l'histoire du développement de Chrysopa perla. Congr. internat. Zool. Moscou 1892.

106. K. Toyama, Contrib. to the Study of Silkworms. I. Bull. College of Agricultur Tokyo, Imper. Univer. 1902.

107. H. Tschuproff, Über die Entwicklung d. Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anzeiger 1903.

108. H. Uzel, Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz 1898.

109. Vejdovský, Zur Hämocöltheorie. Diese Zeitschr. Bd. LXXXII. 1905.

110. — Zweiter Beitrag zur Hämocöltheorie. Ibid. Bd. LXXXV. 1906.

111. A. Voeltzkow, Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arbeit. zool.-zoot. Instit. Würzburg. Bd. IX. 1889.

112. — Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arbeit. zool.-zoot. Instit. Würzburg. Bd. IX. 1889.

113. A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec. Musca vomitoria u. Pulex canis. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1863.

114. — Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Beiträge zur Anat. u. Physiolog. (Festschr. f. T. Henle). Bonn 1882.

115. W. M. Wheeler, The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morph. Vol. III. 1889.

116. — On the appendages of the first Abdominal Segm. of Embryo Insects. Trans. Wiscons. Acad. Sc. B. a. Letters. Vol. VIII. 1890.

117. L. Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. III. 1888.

118. E. Witlaczil, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

119. R. Woltereck, Beiträge zur prakt. Analyse d. Polygordius-Entwicklung n. d. Nordsee u. Mittelmeertypus. Arch. Entwicklmech. Bd. XVIII. 1904.

120. N. Zograw, Materiały k poznaniju jembrionalnago razwytija Geophilus ferrugineus L. K. i Geophilus proximus L. K. Izwiest. imp. obszczestw. ljubytelej estestwozn. antrop. Moskwa. T. LIII. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mittels Camera lucida unter dem Zeisschen, nur Fig. 70 ist unter dem Leitzschen Mikroskop gezeichnet. Auf Tafel XXXIII und XXXV ist die Vergrößerung der Figuren um ein Drittel kleiner als es die beigefügten Ocular- und Objektivsysteme bezeichnen.

Die folgenden Bezeichnungen haben auf allen Tafeln dieselbe Bedeutung:

a, Acron;
a_1—a_{11}, Abdominalsegmente;
af, Amnionfalte;
am, Amnion;
ao, Kopfaorta;
bl, Blutkörperchen;
c, Cölom;
ca, Cardioblasten;
cl, Clypeus;
d, Mandibula;
do, primäres Dorsalorgan;
dr, Drüse am 1. Abdominalsegment;
dz, Dotterzellen;
e, Antenne;
ek, Ectoderm;
en, Entoderm;
ep, Epineuralsinus;
f, Fettkörper;
g, Gastralrinne;
ga, Ganglion;
ge, Geschlechtszellen;
gh, Gehirnganglien;
gl, Geschlechtsleiste;
h, Anhang am 1. Abdominalsegment;
he, Hüllenectoderm;
hr, Herz;
i, Intercalarsegment;
id, Mitteldarm;
ke, Keimectoderm;
ks, ectodermale Schaufel;
l, Labrum;
lu, Lumen der Mitteldarmdrüse;
m, Mesoderm;
md, Mitteldarmdrüse;
mo, somatisches Mesoderm;
ms, splanchnisches Mesoderm;
mu, Muskeln;
n, Hypopharynxhöcker;
nb, Neuroblast;
o, Önocyten;
p, Paracyten;
pa, paracardialer Zellenstrang;
pe, Paracardialzellen;
pr, Proctodäum;
s, Serosa;
se, Drüsensecret;
sg, Subösophagalganglion;
si, Blutsinus;
st, Stomodäum;
t, Trachee, Stigma;
t_1—t_3, Thoracalsegment;
u, Urdarmhöhle;
vd, Vorderdarm;
vs, Vasoblasten;
x_1, erste Maxille;
x_2, zweite Maxille (Labium);
I, *II*, usw., Macrosomiten.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Bruchstück von einem Sagittalschnitte; hintere Eihälfte nach vollendeter Ectodermentwicklung; links die Ventralseite des Eies. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 2. Bruchstück von einem Querschnitt in der Nähe des hinteren Eipoles; ventrale Eihälfte nach vollendeter Ectodermentwicklung. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 3. Querschnitt durch die vordere Region eines ganz jungen Keimstreifens. (Oc. 2. Obj. DD.)

Fig. 4. Querschnitt durch ein Ei in der Nähe des hinteren Eipoles auf einem Stadium, wo die hintere Amnionfalte angelegt wird. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 5. Querschnitt, der gleich hinter dem auf Fig. 4 abgebildeten zu liegen kommt; in der Mitte die Amnionhöhle, die ventralwärts in die tangential angeschnittene Gastralrinne des gekrümmten Keimstreifens übergeht. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 6. Dorsale Hälfte eines Querschnittes auf der Höhe des nach innen eingestülpten primären Dorsalorgans. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 7. Dorsale Hälfte eines Querschnittes auf der Höhe des Dorsalorgans, welches vom Ectoderm überwachsen ist. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 8. Querschnitt durch einen Keimstreifen auf dem Stadium, wo die seitlichen Amnionfalten zur Entwicklung gelangen. (Oc. 0, Obj. DD.)

Fig. 9. Querschnitt durch einen Keimstreifen mit stärker entwickelten seitlichen Amnionfalten. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 10. Querschnitt durch die hintere Region eines Keimstreifens nach Entwicklung der Urdarmhöhle. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 11. Hinterende eines jungen, dorsalgekrümmten Keimstreifens sagittal durchschnitten. (Oc. 1. Obj. DD.)

Fig. 12. Vorderende eines Keimstreifens während des Gastrulationsvorganges; Sagittalschnitt. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 13. Querschnitt durch einen ganz jungen Keimstreifen, an welchem die Gastrulation eingeleitet ist. (Oc. 2. Obj. DD.)

Tafel XXXII.

Fig. 14. Querschnitt durch einen Keimstreifen auf der Höhe der Kopflappenregion; das primäre Entoderm hat sich in das median liegende sekundäre und in das beiderseits gelagerte Mesoderm differenziert. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 15. Querschnitt durch einen Keimstreifen auf der Höhe der Kopflappenregion mit mächtig entwickelter Entodermanhäufung. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 16. Querschnitt durch das Hinterende des Eies; den Keimstreifen, an welchem die Gastralrinne geschlossen ist, sehen wir zweimal getroffen. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 17. Querschnitt durch das Hinterende des Keimstreifens mit mächtig entwickelter Gastralrinne. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 18. Querschnitt durch ein Ei in der Nähe des hinteren Eipoles; die Geschlechtszellen liegen am Boden einer seichten Rinne. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 19. Querschnitt durch das Hinterende des Keimstreifens während der Gastrulation. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 20. Querschnitt durch das Hinterende des Eies; die Amnionfalte ist tangential angeschnitten. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 21 u. 22. Zwei Querschnitte durch die Kopflappenregion des Keimstreifens während der Gastrulation und Amnionentwicklung. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 23. Querschnitt durch das Hinterende des dorsal gekrümmten Keimstreifens nach der Abschnürung des Entoderms. (Oc. 2. Obj. DD.)

Fig. 24. Querschnitt durch die hintere Region des Keimstreifens; die Grenze zwischen beiden Keimblättern ist deutlich zu sehen. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 25. Querschnitt durch die hintere Region des auf die Dorsalseite des

Eies umgeschlagenen Keimstreifens; das Entoderm erscheint mehrschichtig. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 26. Seitlicher Längsschnitt, parallel zur Medianebene, durch das achte und neunte Abdominalsegment; die Genitalzellen liegen im Mesoderm. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 27. Querschnitt durch das Hinterende des Eies; der dorsal gekrümmte Keimstreifen ist zweimal getroffen, am Hinterende ist noch die Gastralrinne offen. (Oc. 0. Obj. DD.)

Tafel XXXIII.

Fig. 28. Querschnitt durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens mit gut entwickelten Cölomsäckchen. (Oc. 2. Obj. DD.)

Fig. 29. Sagittalschnitt durch ein noch wenig ausgewachsenes Proctodäum; am Proctodäalende sehen wir die entodermale Mitteldarmanlage. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 30. Sagittalschnitt durch eine ganz seichte Stomodäaleinstülpung, welcher von außen Entodermzellen anliegen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 31. Sagittalschnitt durch ein ziemlich ausgewachsenes Stomodäum, dessen Ende die Entodermzellen kappenartig bedecken. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 32. Querschnitt durch einen älteren Keimstreifen mit entwickelten Cölomsäckchen; das Ectoderm hat sich in eine neuro- und dermatogene Schicht differenziert. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein etwas ausgewachsenes Stomodäum, dessen Ende in eine ectodermale Schaufel ausläuft, die von der Seite des Dotters mit Entodermzellen bedeckt ist. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 34. Sagittalschnitt durch ein Stomodäum, welchem von außen Entodermzellen anliegen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 35. Querschnitt durch die Abdominalregion eines Keimstreifens, dessen Mesoderm sich in ein somatisches und splanchnisches Blatt differenziert hat. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 36. Sagittalschnitt durch ein tiefer eingestülptes Stomodäum wie auf Fig. 34; es ist von außen mit Entodermzellen bedeckt und läuft ventralwärts in eine kurze ectodermale Schaufel aus. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 37. Sagittalschnitt durch ein Stomodäalende, welchem Entodermzellen aufliegen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 38. Sagittalschnitt durch ein bedeutend ausgewachsenes Stomodäum, welchem das entodermale Mitteldarmepithel anliegt. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 39. Sagittalschnitt durch eine seichte Stomodäaleinstülpung, die mit Entodermzellen bedeckt ist. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 40. Querschnitt durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens; das Mesoderm hat sich in eine Reihe von Gewebe- und Organanlagen differenziert; die Entodermzellen kommen frei zu liegen. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 41. Querschnitt durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens; der Epineuralsinus ist noch paarig, die Entodermzellen sind epithelartig angeordnet. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 42. Querschnitt durch die Kopflappenregion eines jungen Keimstreifens; zu beiden Seiten liegen die Cölomsäckchen des Intercalarsegmentes. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 43. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines dorsal gekrümmten Keimstreifens; die Geschlechtszellen liegen im elften Abdominalsegment. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 44. Sagittalschnitt durch die am ersten Abdominalsegment gelegene Drüse, welche ein Secret ausscheidet. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 45. Querschnitt auf der Höhe des Proctodäalendes durch einen älteren Keimstreif. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 46. Sagittalschnitt durch ein ziemlich stark ausgewachsenes Proctodäum, welchem das entodermale Mitteldarmepithel anliegt. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 47. Vollkommen ausgewachsene Blutzellen, die Degenerationsmerkmale aufweisen (Oc. 4. Obj. F.)

Fig. 48. Linke Hälfte eines Querschnittes durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens, an welchem die Önocyten aus dem Ectoderm auswandern. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 49. Linke Hälfte eines Querschnittes durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 50. Große und kleine Blutzellen. (Oc. 4. Obj. F.)

Tafel XXXIV.

Fig. 51. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite, auf dem tetramerischen Stadium. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 52. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit sechs Körpersegmenten. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 53. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit entwickelten Microsomiten am Proto-, Gnathocephaleum und am Thorax; die vordere Abdominalregion ist noch unsegmentiert. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 54—58. Fünf von der Seite gesehene Keimstreifen, von links nach rechts steigenden Alters, mit allmählich stärker entwickelter Dorsalkrümmung. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 59. Totalansicht eines jungen, dorsal gekrümmten Keimstreifens von der Dorsalseite des Eies; am Ende des Abdomens sehen wir drei Körpersegmente. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 60. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit entwickelten Extremitätenanlagen. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 61. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit stärker wie auf Fig. 60 entwickelten Extremitäten. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 62. Totalansicht eines gerade gestreckten Keimstreifens von der Ventralseite; das zweite Maxillenpaar ist zum Labium verwachsen. (Oc. 4. Obj. A.)

Fig. 63. Totalansicht der vorderen Hälfte eines Keimstreifens (von der Ventralseite) mit mächtig entwickelten Extremitäten. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 64. Totalansicht eines älteren, dorsal gekrümmten Keimstreifens (von der rechten Seite). (Oc. 4. Obj. A.)

Fig. 65. Totalansicht eines Eies von der rechten Seite, an welchem die Differenzierung des Ectoderms in ein Hüllen- und Keimectoderm eingeleitet ist. (Oc. 5. Obj. A.)

Fig. 66. Totalansicht des Kopfes eines älteren Embryos (von der Ventralseite); das zweite Maxillenpaar ist aneinander gerückt. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 67. Totalansicht eines Keimstreifens (von der rechten Seite) mit entwickelten Extremitätenanlagen. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 68. Totalansicht eines auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagenen Abdominalendes (von der Dorsalseite des Eies), an welchem die Genitalanlage angedeutet ist. (Oc. 3. Obj. A.)

Tafel XXXV.

Fig. 69. Totalansicht des vorderen Mitteldarmteiles (von der Ventralseite) mit den ihm anliegenden vier Mitteldarmdrüsen. (Oc. 5. Obj. A.)

Fig. 70. Sagittalschnitt durch das Proctodäalende und den hinteren Abschnitt des entodermalen Mitteldarmes. (Oc. 4. Obj. 6.)

Fig. 71. Sagittalschnitt durch das Stomodäalende und den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 72. Sagittalschnitt durch das Stomodäalende und den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes; jüngeres Stadium, wie auf Fig. 71. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 73. Querschnitt durch die Anlage der Mitteldarmdrüsen. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 74. Querschnitt durch das Herz, welches ventralwärts in einen Darmblutsinus übergeht (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 75. Querschnitt durch die linke, dem zweiten Mitteldarmdrüsenpaar angehörige Drüse. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 76. Querschnitt durch das Herz und die anliegenden Körperpartien auf der Höhe des Abdomens. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 77. Querschnitt durch das äußerste Ende des Herzrohres und die anliegenden Körperpartien. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 78. Querschnitt durch das Herz in der Nähe des Proctodäalendes; das Herzlumen geht ventralwärts in einen Blutsinus über, welcher das Proctodäum ringartig umfaßt. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 79. Sagittalschnitt durch die Kopfaorta beim Übergang in das Herzrohr. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 80. Querschnitt durch einen älteren Keimstreifen auf der Höhe des Cölomsäckchenpaares des Intercalarsegmentes, knapp hinter den Gehirnganglien. (Oc. 2. Obj. E.)

Fig. 81. Querschnitt durch einen jüngeren Keimstreifen wie auf Fig. 80, auf der Höhe der Cölomsäckchen des Intercalarsegmentes; die Gehirnganglien sind mitgetroffen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 82. Querschnitt durch eine Mitteldarmdrüse, deren Lumen noch nicht mit dem Mitteldarmlumen kommuniziert. (Oc. 4. Obj. E.)

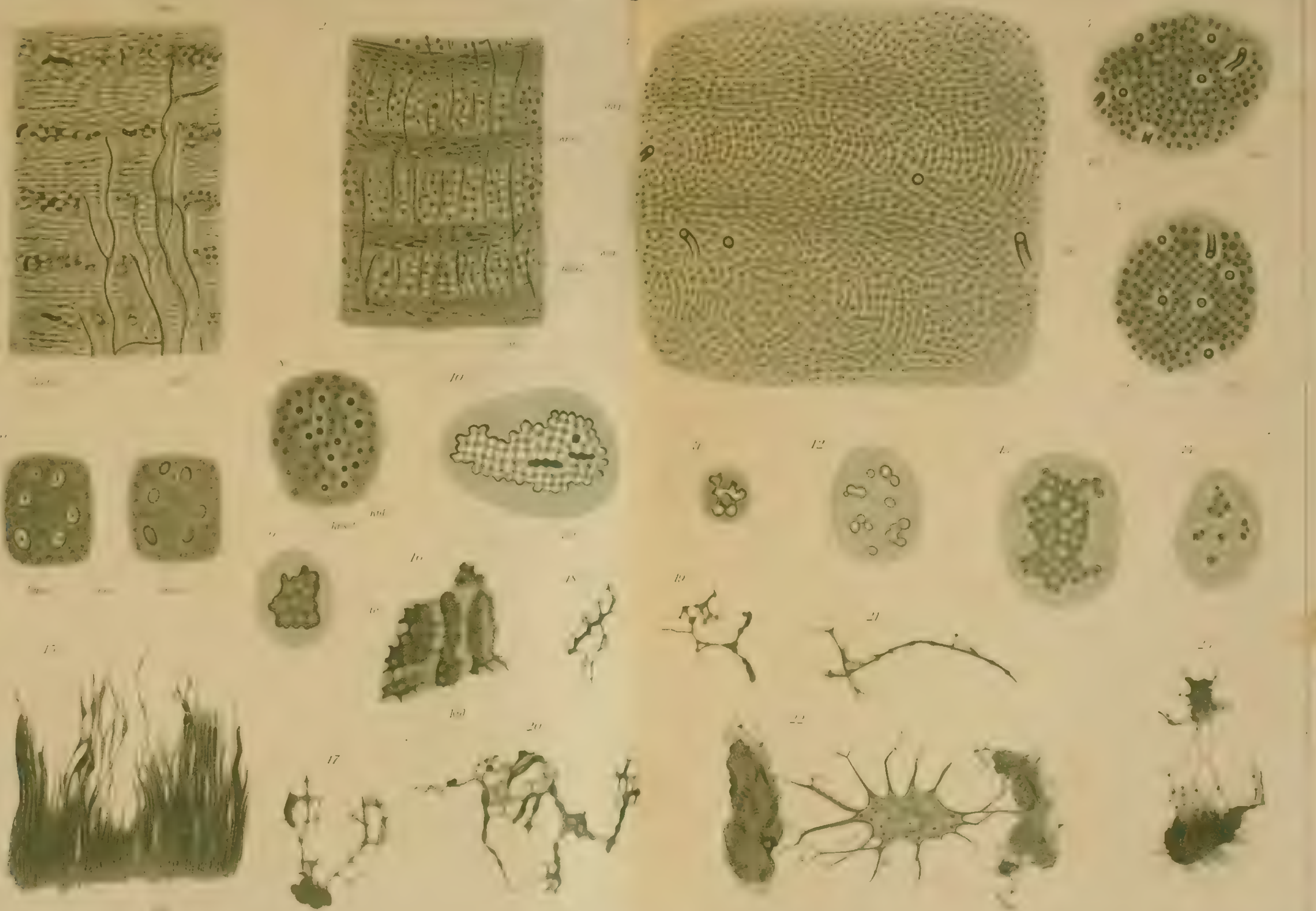
Fig. 83. Querschnitt durch einen älteren Embryo auf der Höhe des ersten Mitteldarmdrüsenpaares. (Oc. 0. Obj. C.)

Fig. 84. Querschnitt durch einen Embryo auf der Höhe der Gehirnganglien; nach unten haben sich die Vasoblasten zur Kopfaorta vereinigt, während sie nach oben noch weit voneinander abstehen. (Oc. 3. Obj. E.)

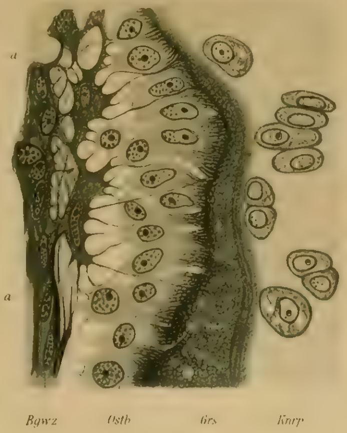
Fig. 85—87. Drei hintereinander (von oben nach unten) liegende Querschnitte durch das Herzrohr. (Oc. 3. Obj. DD.)

◆

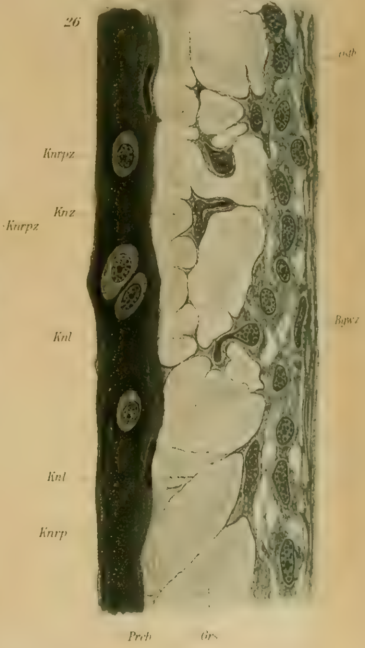
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


2
10
12
17
20
21
22

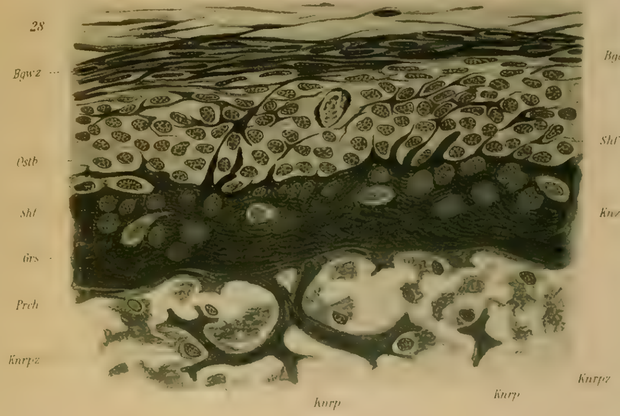
24


a
a
Bgwz
Ostb
Grs
Knrp

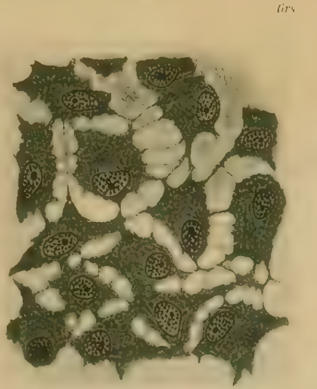
26


Knrpz
Knz
Knrpz
Knl
Knl
Knrp
ostb
Bgwz
Prch
Grs

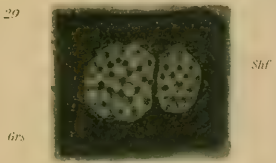
28


Bgwz
Ostb
Shf
Grs
Prch
Knrpz
Bga
Shf
Knz
Knrpz
Knrp
Knrp

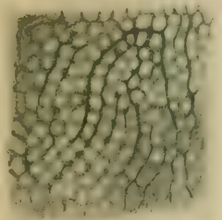
25


Grs
Ostb
Grs

29



27

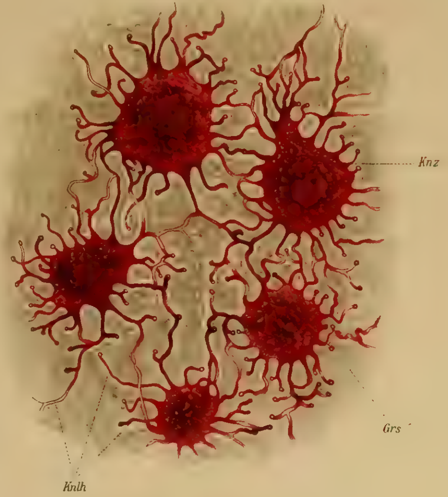


30

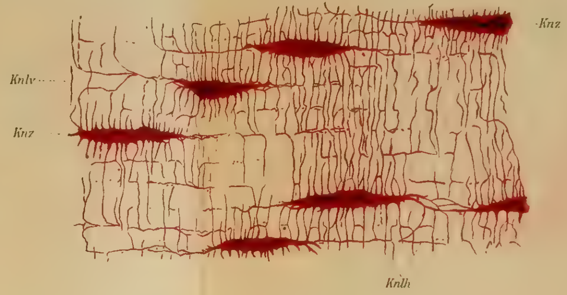
31

KnrL
KnaL
Grs
Knl
KnrL

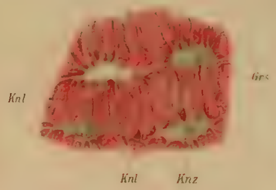
32


Knz
Grs
Knlh

33

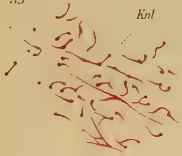

Knz
Knlv
Knz
Knlh

36

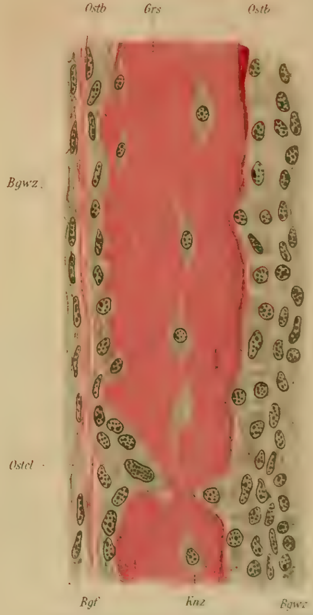

Knl
Grs
Knl
Knz

34

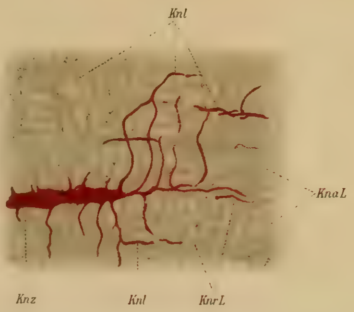
35



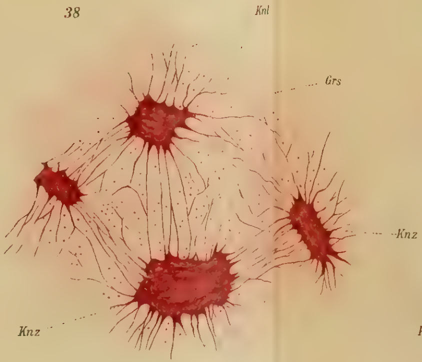
40


Ostb
Grs
Ostb
Bgwz
Ostcl
Bgf
Knz
Bgwz

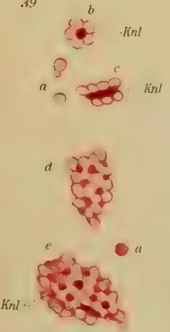
37


Knl
KnaL
Knz
Knl
KnrL

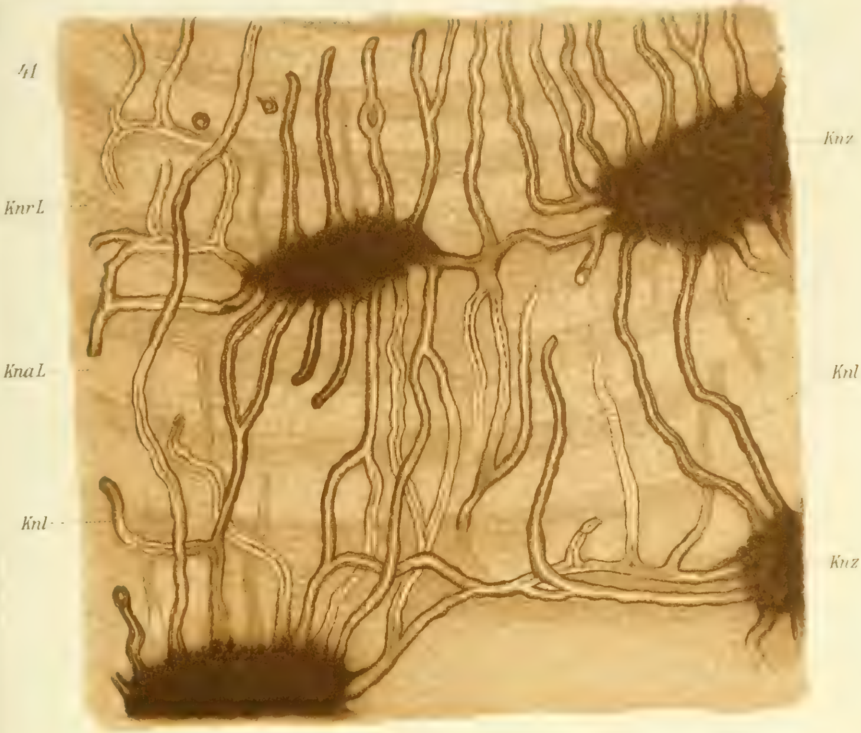
38


Knl
Grs
Knz
Knz

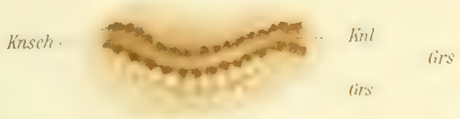
39


b
Knl
c
a
Knl
d
e
a
Knl

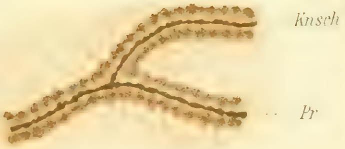
41


Knz
KnrL
KnaL
Knl
Knl
Knz

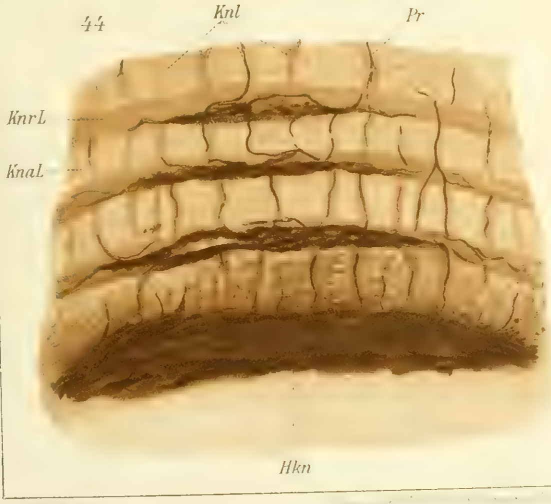
42


Knsch
Knl
Grs
Grs

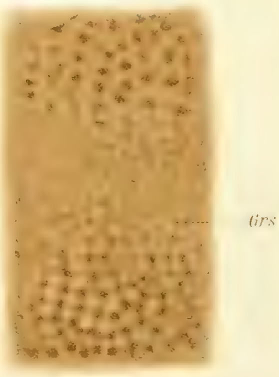
43


Knsch
Pr

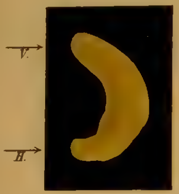
44


Knl
Pr
KnrL
KnaL
Hkn

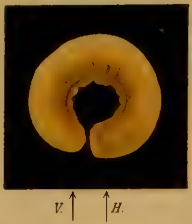
45


Grs

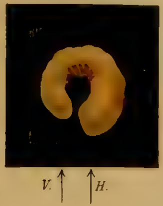
1.



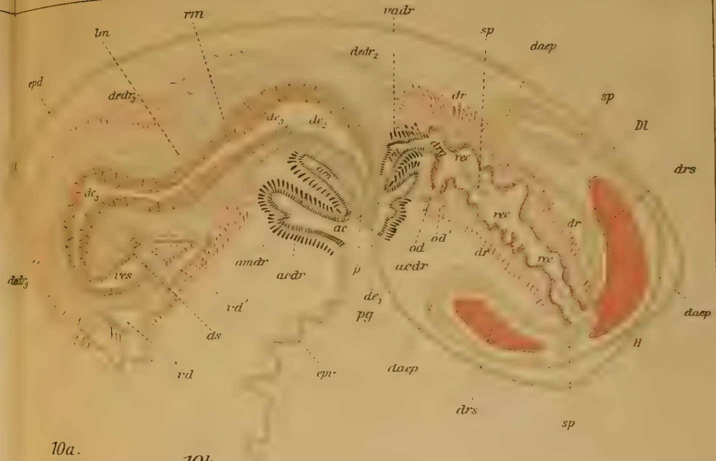
3.



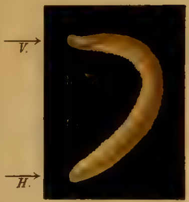
4.



6.


lm
rm
vadr
sp
daep
dedr₂
epd
dedr₃
dr
sp
Dl
drs
dr₃
de₂
de₃
rec
ac
od'
od
uedr
rec
dr
dr
rec
ves
amdr
acdr
dedr₃
vd'
p
de₁
pg
ds
rd
epv
daep
daep
H
drs
sp

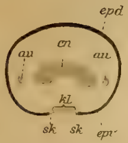
7.



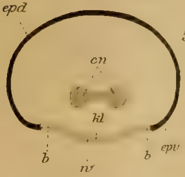
8.

9.

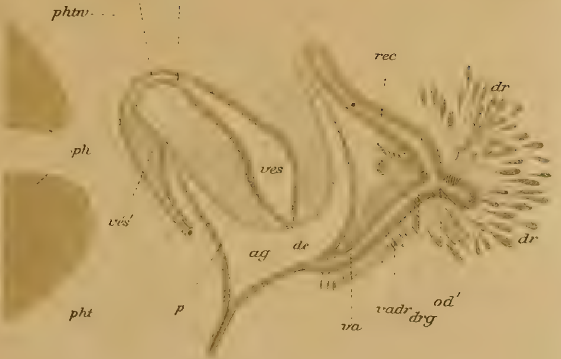
5a.


epd
cn
au
au
kl
sk
sk
epv

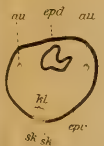
5b.


epd
cn
kl
b
b
nv
epv

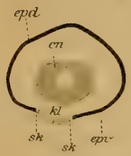
2.


vd'
vd
phtw
rec
dr
ph
ves
ves'
ag
de
dr
pht
p
va
vadr
drg
od'

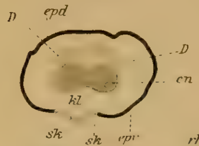
10a.


au
epd
au
kl
sk
sk
epv

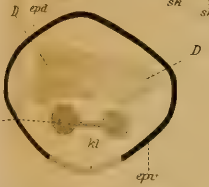
10b.


epd
cn
kl
sk
sk
epv

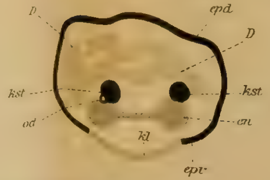
10c.


D
epd
D
cn
kl
sk
sk
epv

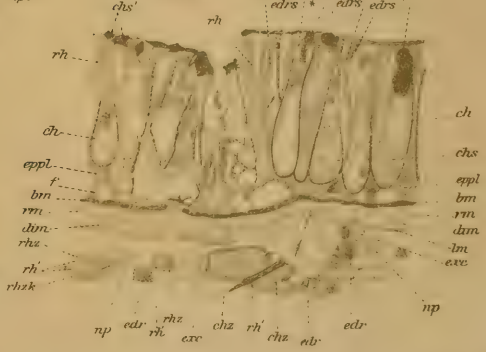
10d.


D
epd
D
cn
kl
epv

10e.


D
epd
D
kst
kst
od
cn
kl
epv

11.


chs'
rh
chm
rh+
chs'
edrs
*
edrs
edrs
chs'
rh
rh
ch
ch
chs
eppl
eppl
f
bm
bm
rm
rm
dm
dm
rhz
lm
exc
rh'
rhzk
np
np
edr
rh'
rhz
exc
chz
rh'
chz
edr
edr

W.E. Bendl del.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith Anst v E.A.Funke Leipzig

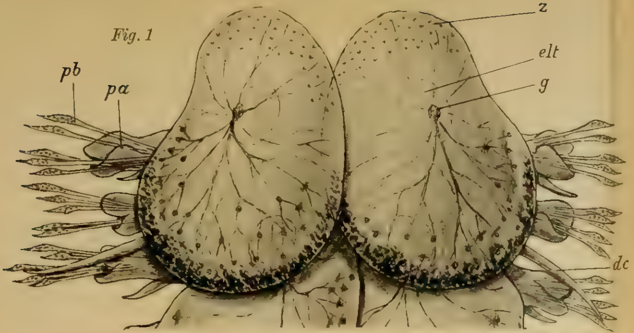

pb
pa
z
elt
g
dc

Fig. 1

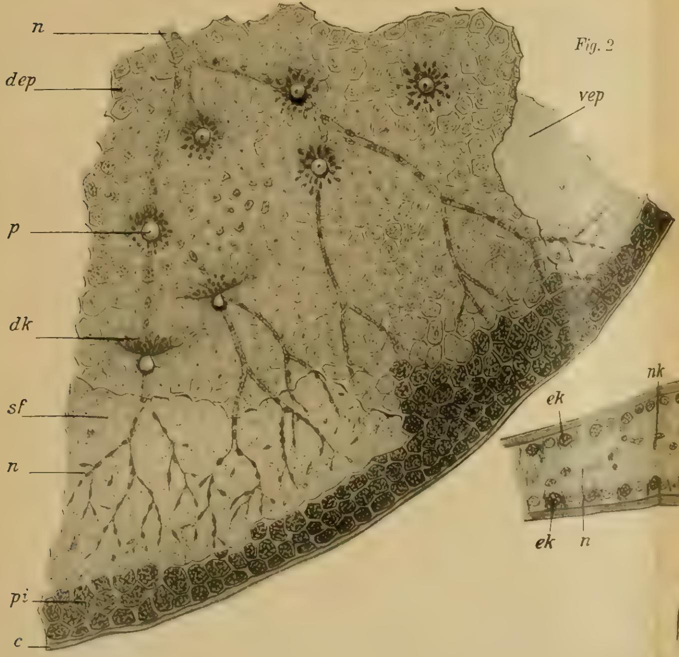

n
dep
vep
p
dk
sf
n
pi
c

Fig. 2

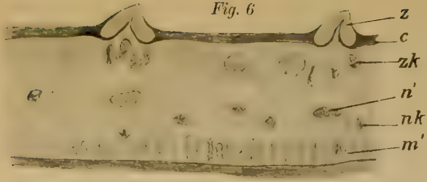


Fig. 6

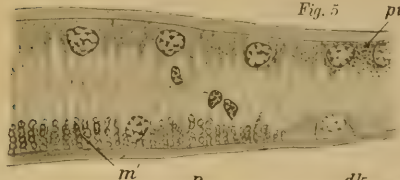


Fig. 5

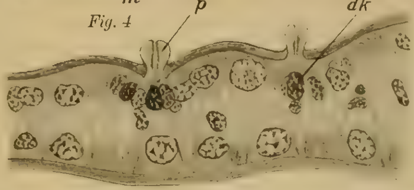


Fig. 4

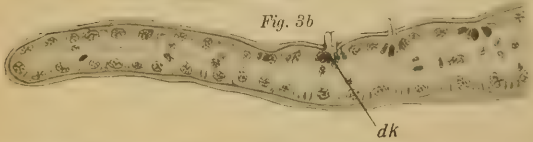


Fig. 3b

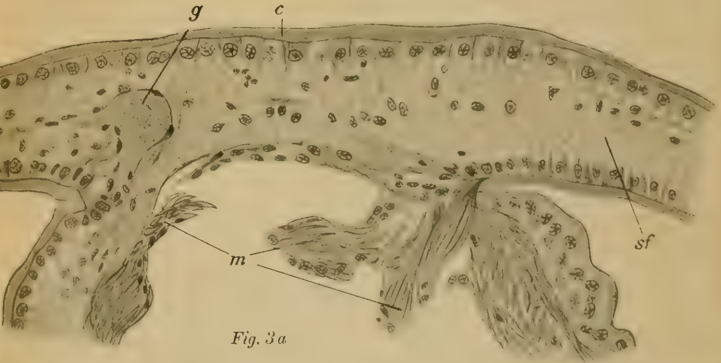
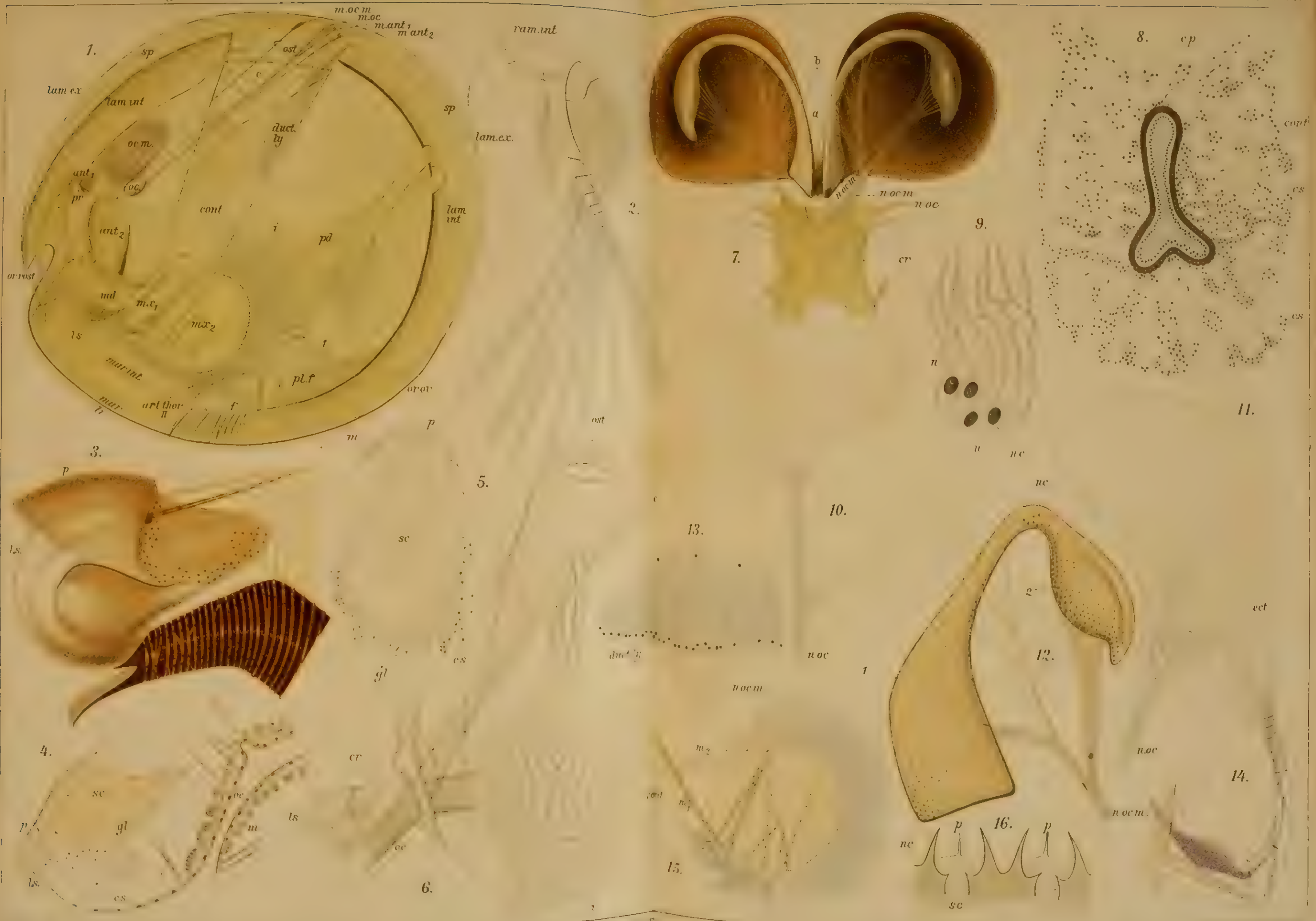

g
c
nk
ek
ek
n
m
sf

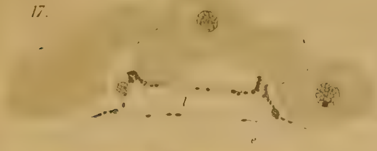
Fig. 3a

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

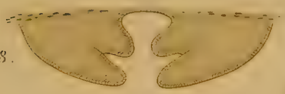

1.
sp
m.oc m
m.oc
m.ant₁
m ant₂
ost
c
lam ex
lam int
duct. ly
oc m.
ant₁
pr
(oc)
cont
ant₂
i
pd
lam int
or rost
md
mx₁
mx₂
ls
t
mar int
pl.f
or ov
mar
n
art thor II
f
lam.ex.
ram.int
2.
3.
p
l.s.
4.
sc
gl
p
oc
m
ls
l.s.
cs
5.
m
p
sc
cs
gl
6.
cr
oc
ost
7.
b
a
n oc m
n oc
cr
8.
cp
cont
cs
cs
9.
n
n
nc
10.
nc
11.
12.
2
ect
n oc
13.
duct ly
n oc
n oc m
1
14.
n oc m.
15.
m₂
m₁
cont
16.
nc
p
p
sc

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig.

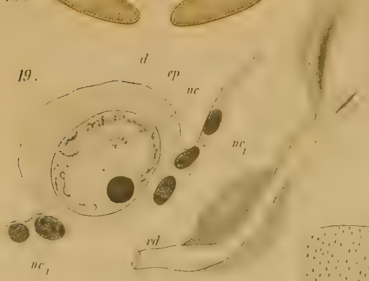
17.



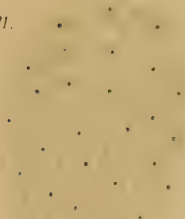
18.



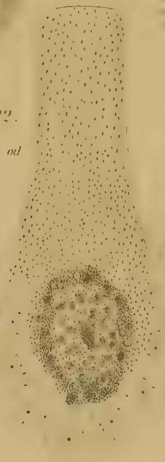
19. 20.


d
ep
nc
nc$_1$
nc$_1$
vd
t
t

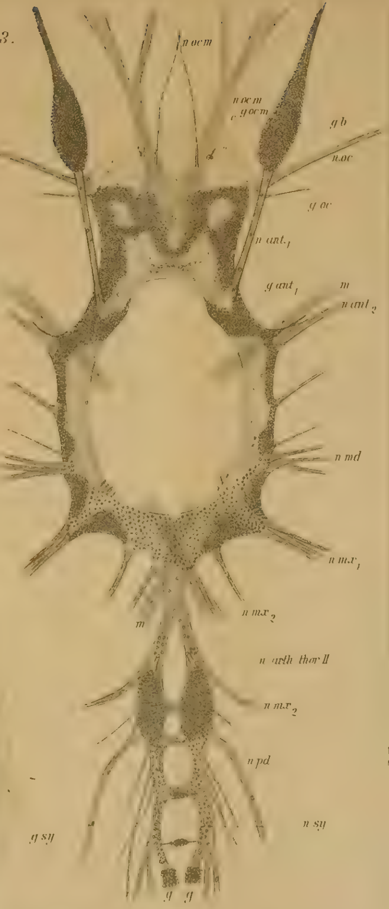
21.



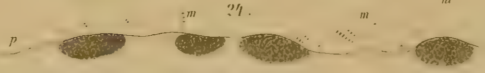
22.



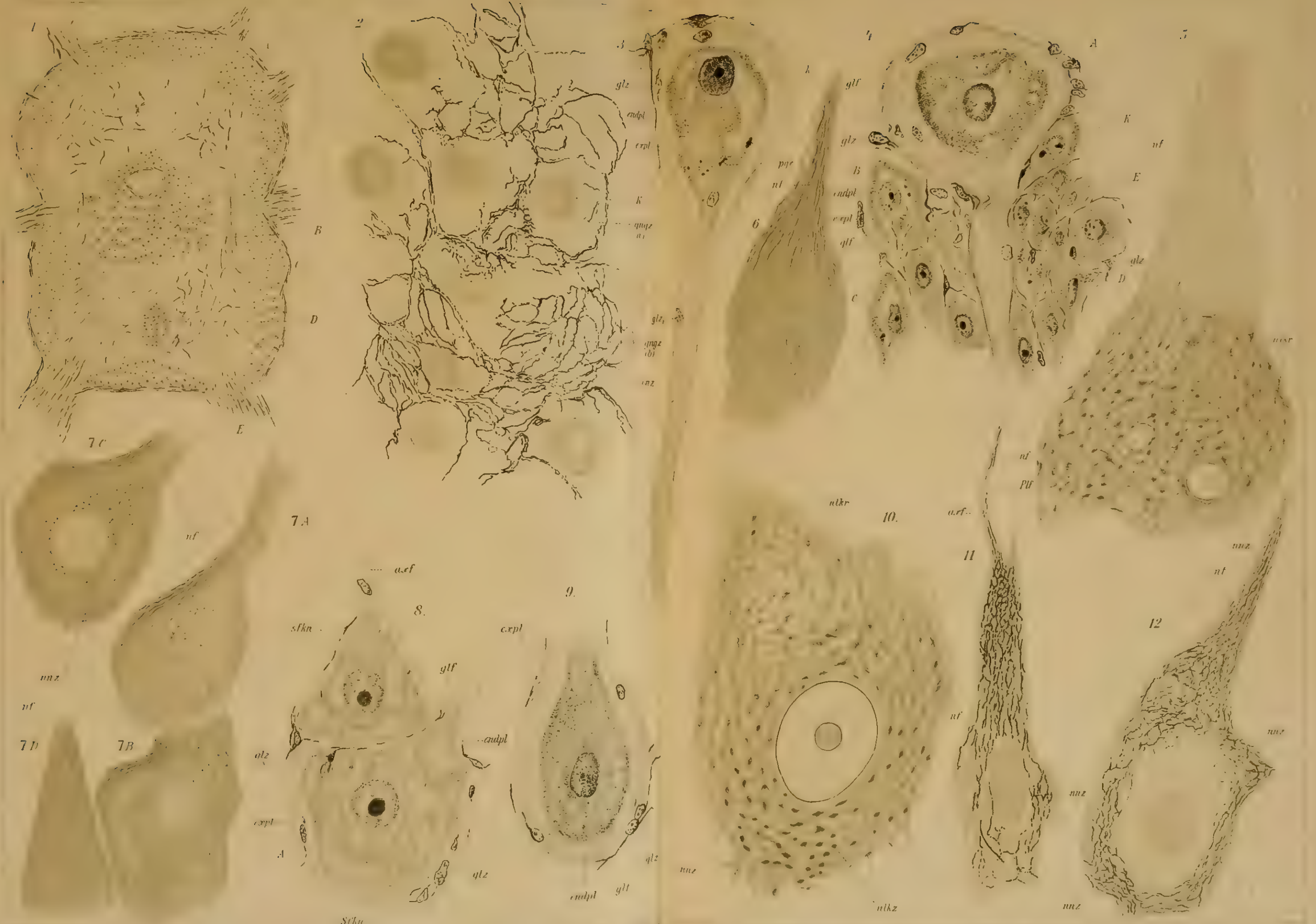
23.


n ocm
n ocm
g ocm
c
d
g b
n oc
g oc
n ant.$_1$
g ant$_1$
m
n ant$_2$
n md
n mx$_1$
n mx$_2$
m
n arth thor II
n mx$_2$
n pd
n sy
g sy
g
g

24.

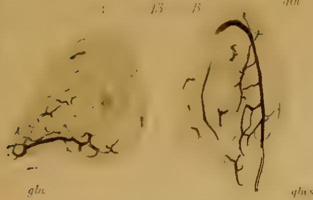


r v. Wilhelm Engelmann.

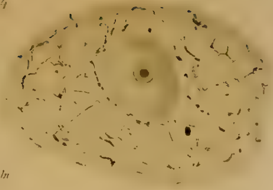

1
B
D
E
2
3
glz
endpl
expl
K
gngz (a)
glz1
gngz (b)
nnz
4
k
glf
i
glz
B
endpl
expl
glf
C
A
K
nf
E
glz
D
5
nisr
6
pgz
nf
nf
Plf
a.rf
nnz
nf
7 C
nf
7 A
nnz
nf
7 D
7 B
a.rf
8
sfkn
glf
endpl
glz
expl
A
glz
Sfkn
9
expl
glz
endpl
glf
nnz
nlkr
10
nlkz
11
nf
nnz
12
nnz
nnz

Wilh. Engelmann

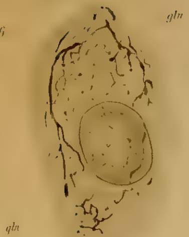
13


A
B
gln
gln
glnsk

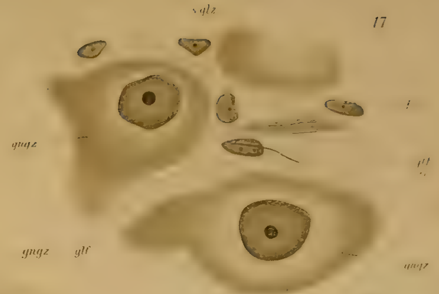
14



16

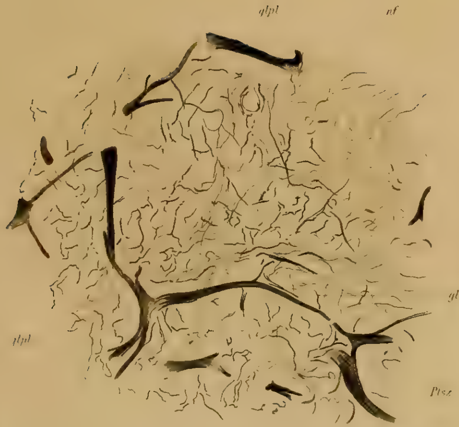


17

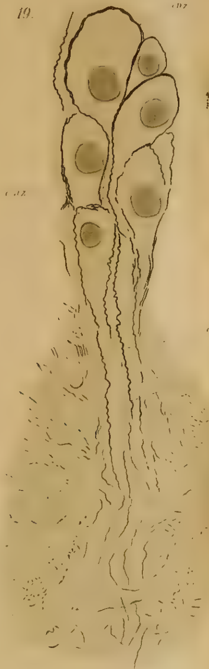

sglz
gngz
glf
gngz
glf
gngz
gln

15

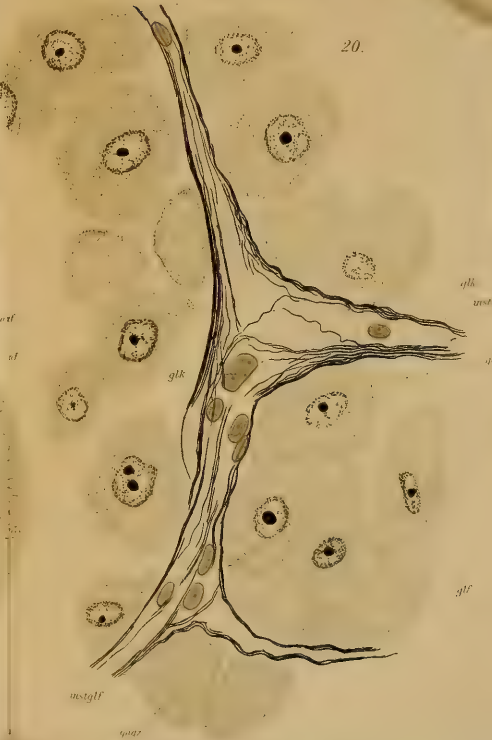
18


glpl
nf
glf
glpl
Ptsz

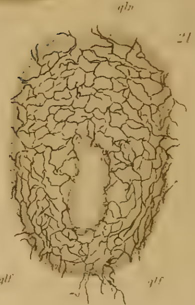
19.


cnz
cnz
axf
nf

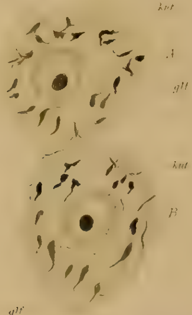
20.


glk
nstglf
glf
glk
glf
nstglf
gngz

21



22


knt
A
glf
knt
B
glf

Wilhelm Engelmann

Fig. 1

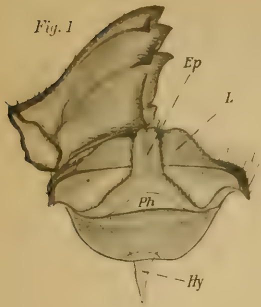


Fig. 4

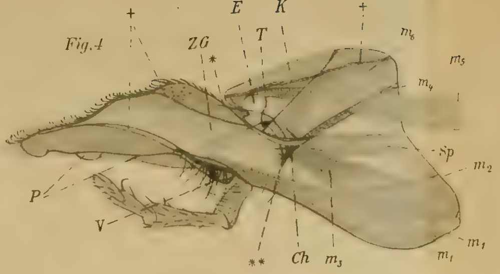

+
ZG
*
E
T
K
+
m6
m5
m4
Sp
m2
P
V
**
Ch
m3
m1
m1

Fig. 7

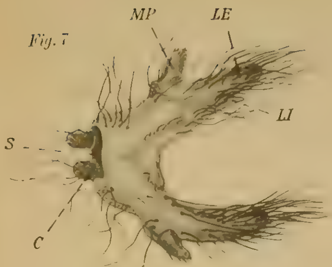


Fig. 8

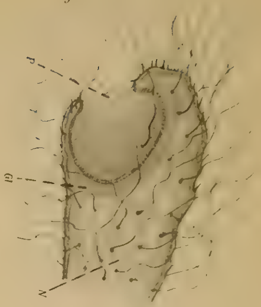


Fig. 2

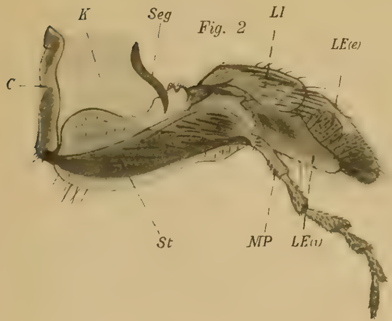

K
Seg
LI
LE(e)
C
St
MP
LE(i)

Fig. 5

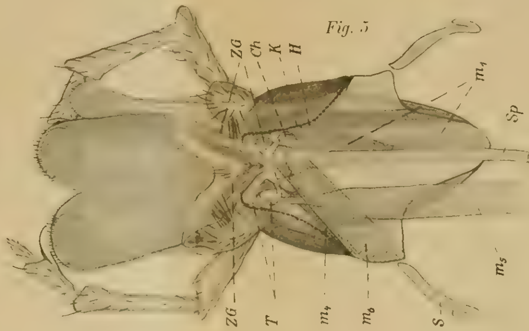

ZG
Ch
K
H
m1
Sp
D
m5
ZG
T
m4
m6
S

Fig. 9

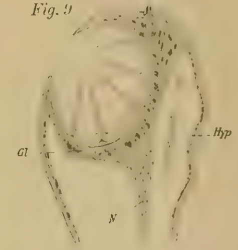


Fig. 3

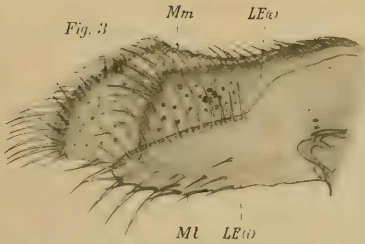

Mm
LE(e)
Ml
LE(i)

Fig. 6

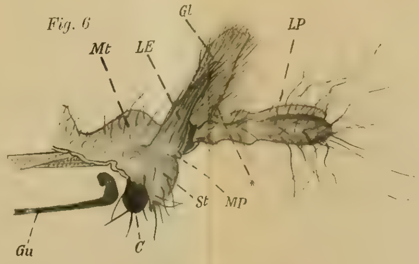
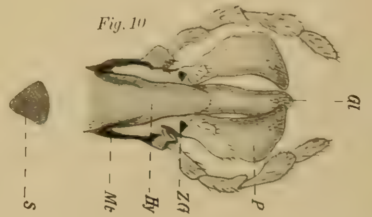
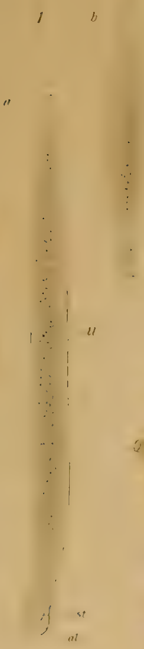
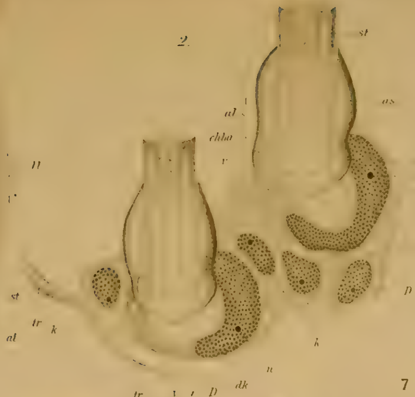

Gl
LP
Mt
LE
*
St
MP
Gu
C

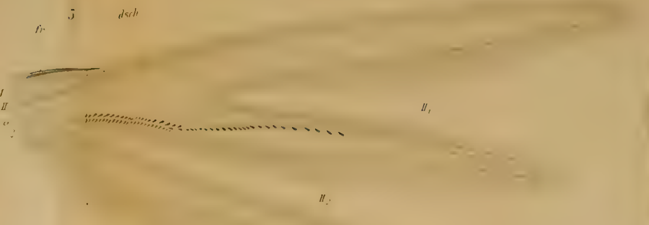
Fig. 10

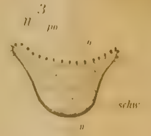

Gl
S
Mt
Hy
ZG
P

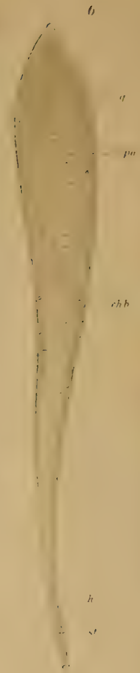
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

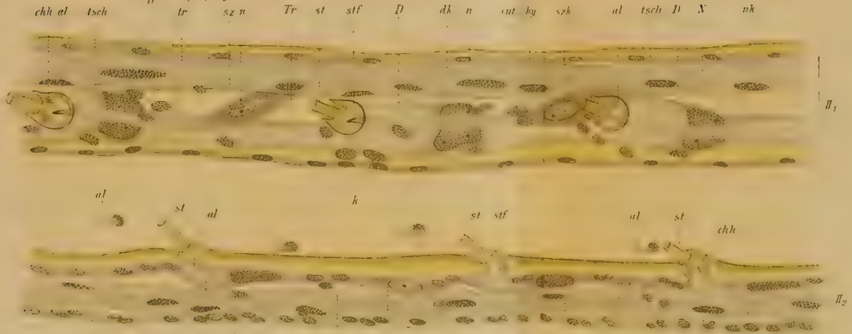

1
b
a
II
II
st
al

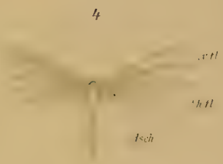

2.
st
al
chba
r
as
ts
n
dk
r
r
D
II
st
tr
k
al
k
n
tr
D
dk

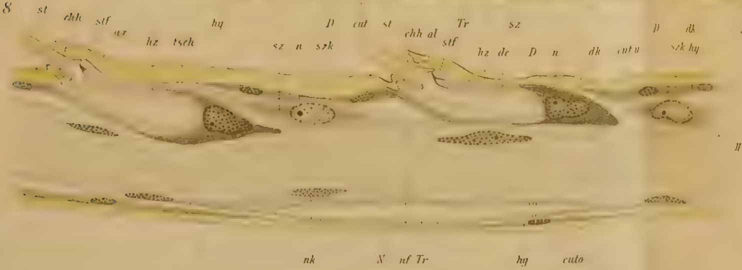

5
fr
dsch
I
II
II₁
II₂

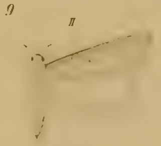

3
II
pn
n
schw
n

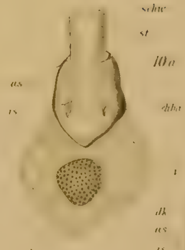

6
q
pn
chb
h
st

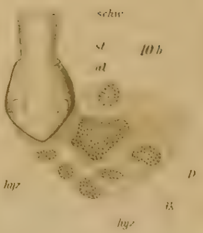

7
chh
al
tsch
tr
sz
n
Tr
st
stf
D
dk
n
cut
hy
szk
al
tsch
D
N
nk
II₁
al
st
al
k
st
stf
al
st
chh
II₂


4
vtl
htl
tsch

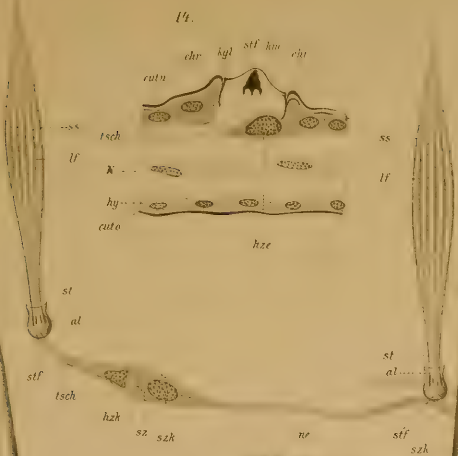

8
st
chh
stf
ar
hz
tsch
hy
sz
n
szk
D
cut
st
chh
al
stf
Tr
hz
dc
D
n
sz
D
dk
dk
cut
n
sz
szk
hy
nk
N
II₁
nk
N
nf
Tr
hy
cuto


9
II

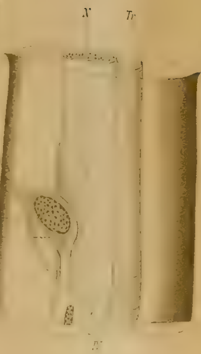

schw
st
10 a
as
ts
chba


schw
st
10 b
al
dk
as
ts
hyz
D
B
hyz

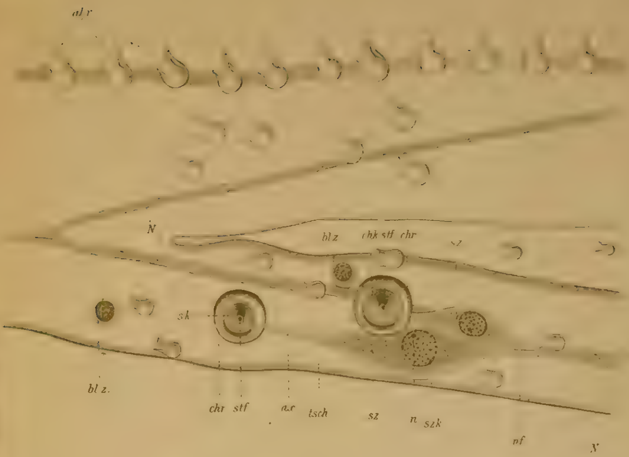
14.


chr
kgl
stf
km
cin
cutn
tsch
N
hy
cuto
hze
ss
lf
st
al
stf
tsch
hzk
sz
szk
ne

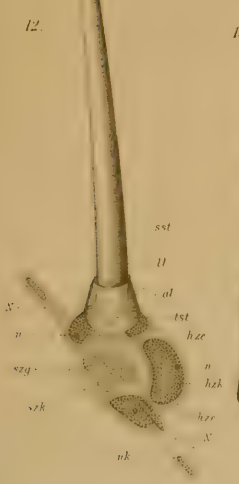
11.


N
Tr
stf
szk
sz
tr

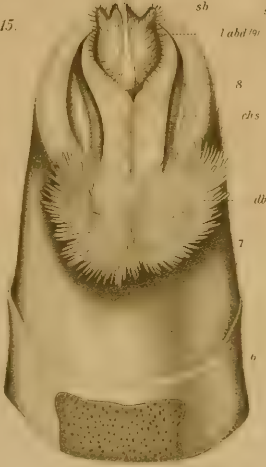
13.


alr
N
blz
chk stf chr
sz
sk
blz.
chr
stf
az
tsch
sz
n
szk
nf
N

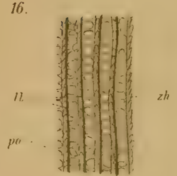
12.


sst
ll
al
tst
hze
N
n
szg
szk
n
hzk
hze
N
nk

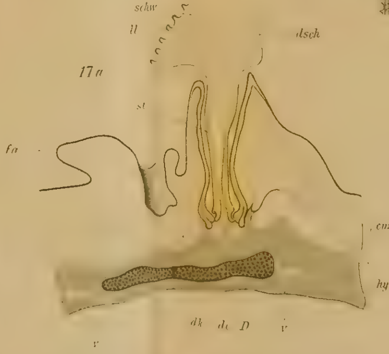
15.


sb
1 abd (9)
8
chs
db
7
6

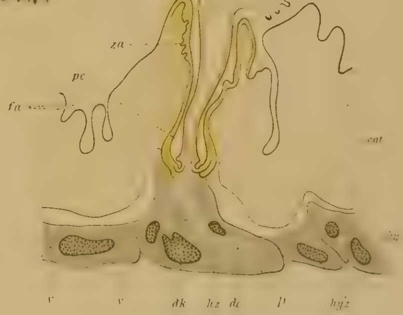
16.



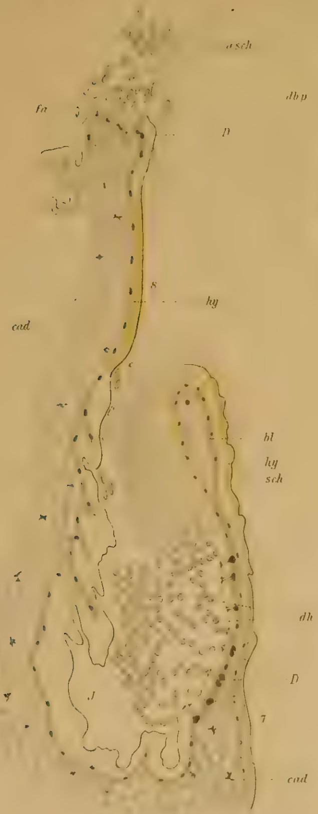
17 a


schw
ll
dsch
st
fa
cut
hy
dk
dz
D
v
v

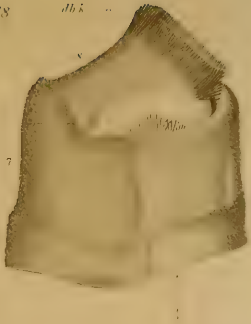
17 b


schw
dsch
ll
za
pc
fa
cut
v
v
dk
hz
dz
D
hyz

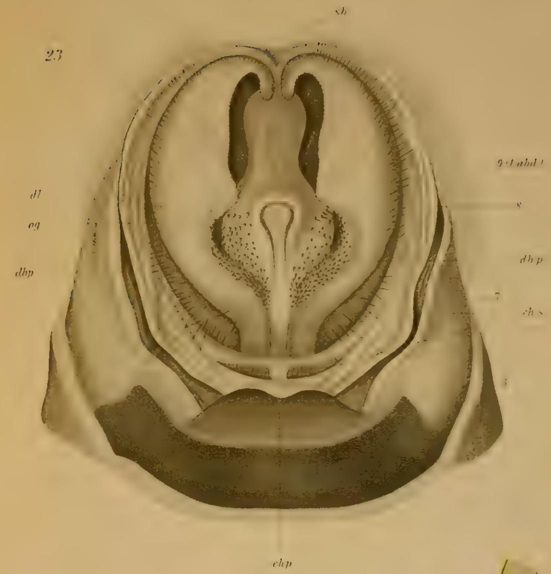
20


asch
fa
dbp
D
8
hy
cad
bl
hy
sch
dh
J
D
7
cad

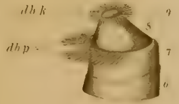
18



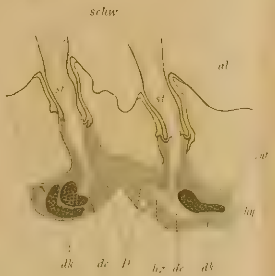
23


sh
9
8
dl
og
dbp
dbp
7
chs
chp

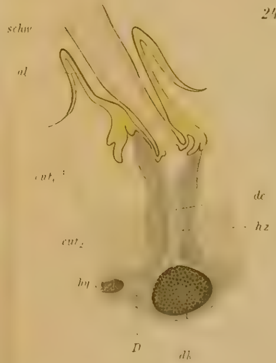
19.


dbk
dbp
9
8
7
6

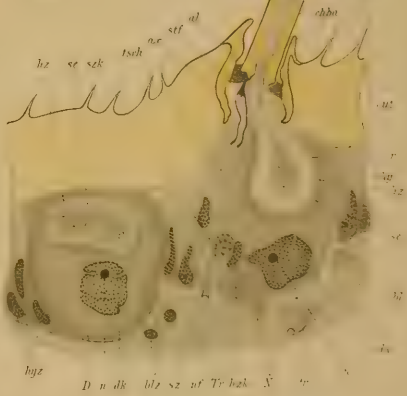
21

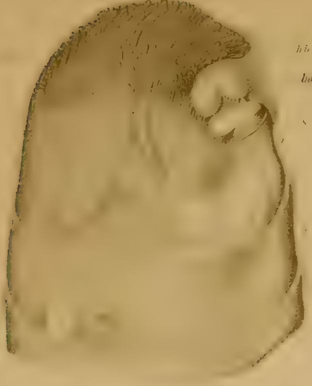

schw
al
st
st
cut
hy
dk
dc
D
hz
dc
dk

22

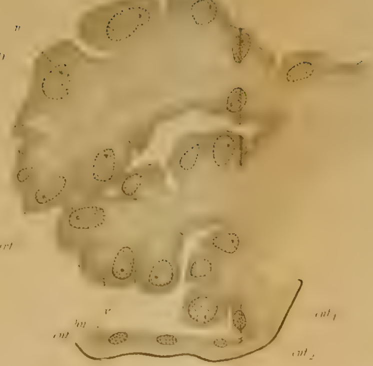

schw
al
cut1
dc
hz
cut2
hy
D
dk

24

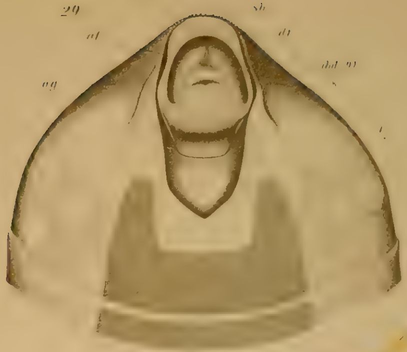

st
chst
chba
al
stf
ac
tsch
hz
se
szk
cut
r
hy
hz
sc
bl
hyz
D
n
dk
blz
sz
uf
Tr
bzk
N



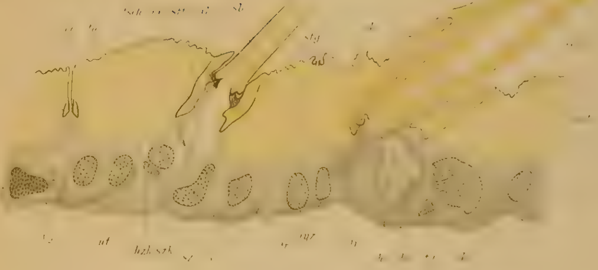
31


art
cut
cut₁
cut₂

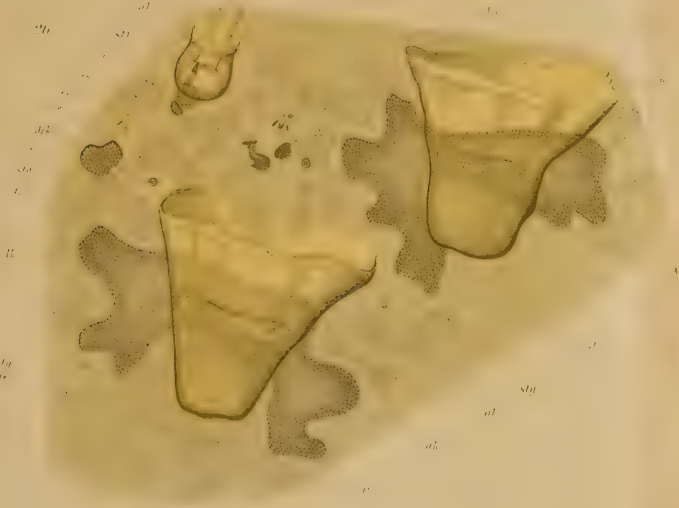
29



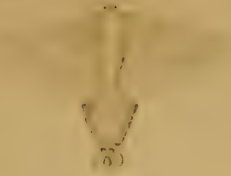
27

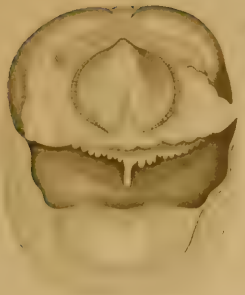


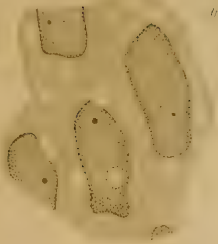
26

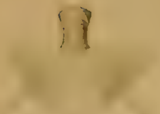


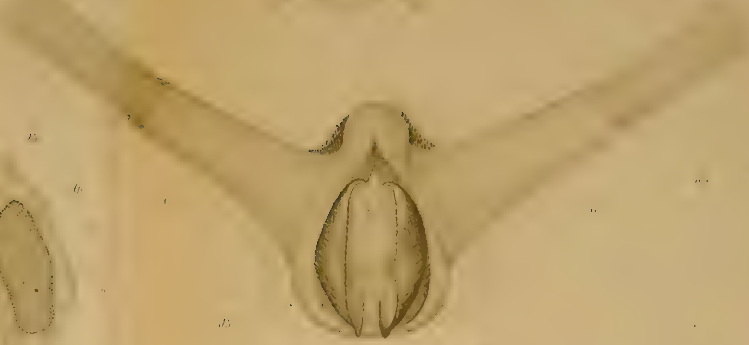
[illegible]

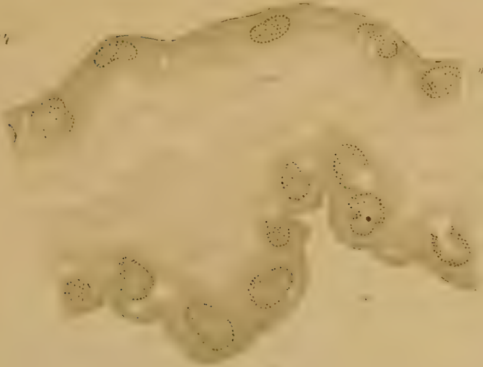


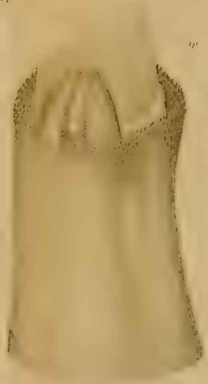


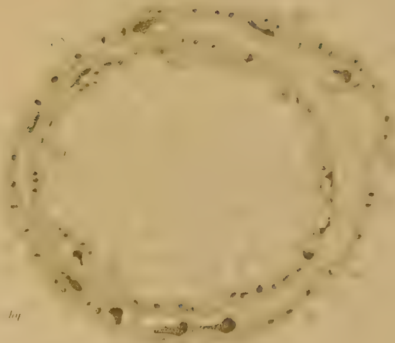




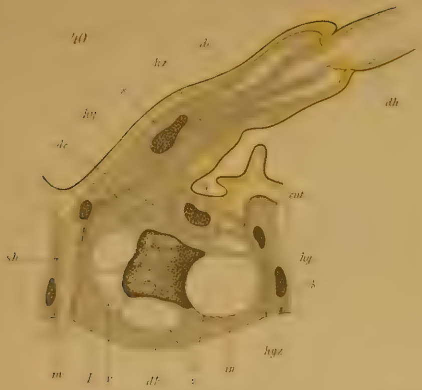

pt
abl



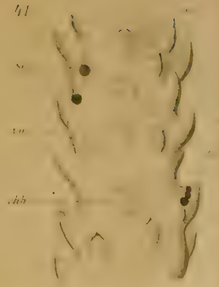




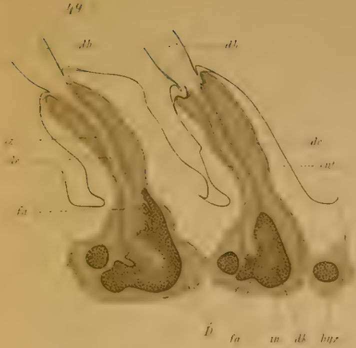
40


de
kz
s
hy
dc
dh
cut
sb
hy
s
hyz
m
I
v
dh
s
m

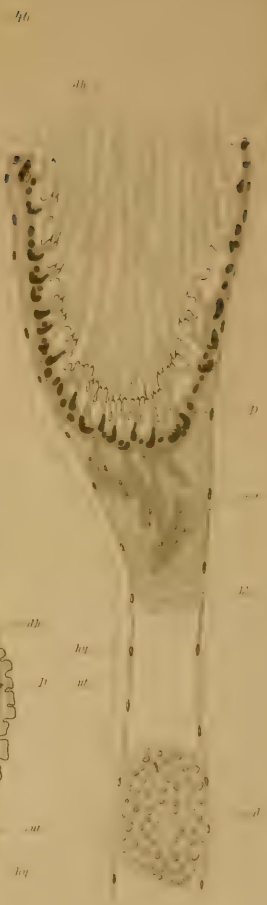
41



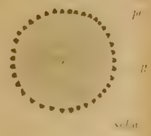
49


dh
dh
s
dc
dc
ut
fa
D
fa
m
dk
hyz

46

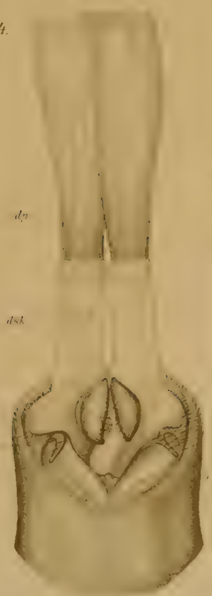

dh
p
dk
hy
ut
d

47

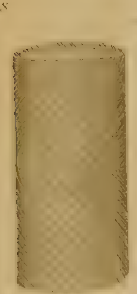


42

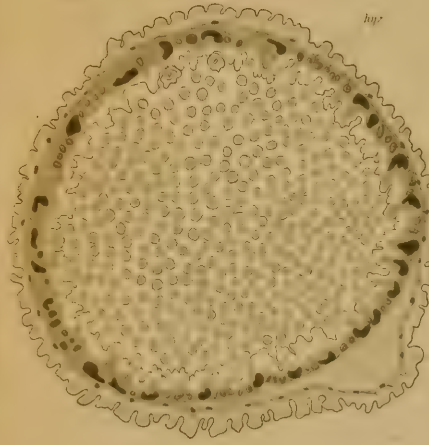
44.



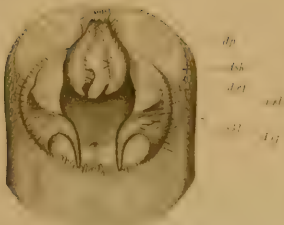
48



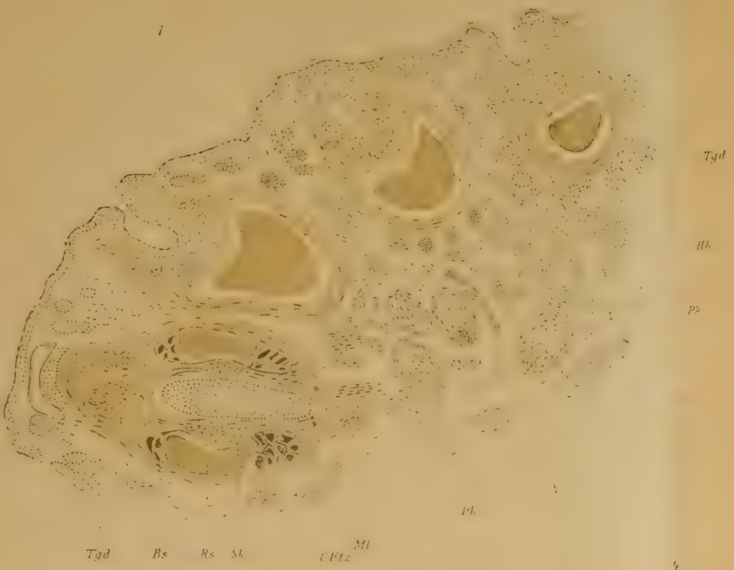
45


hyz
dh
p
cut
hy

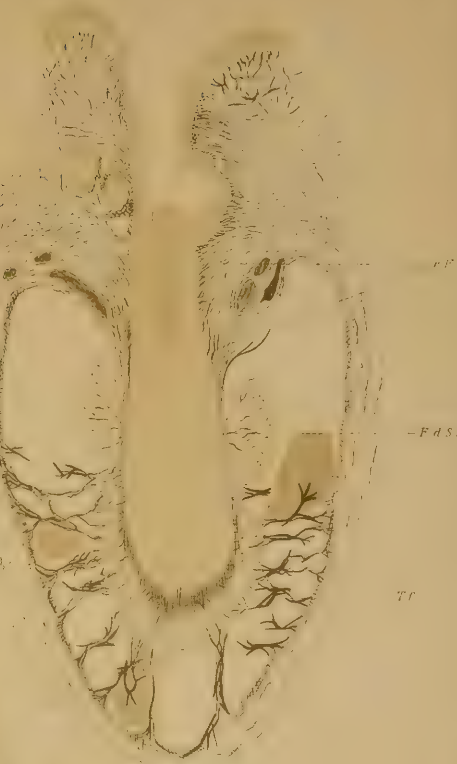
43



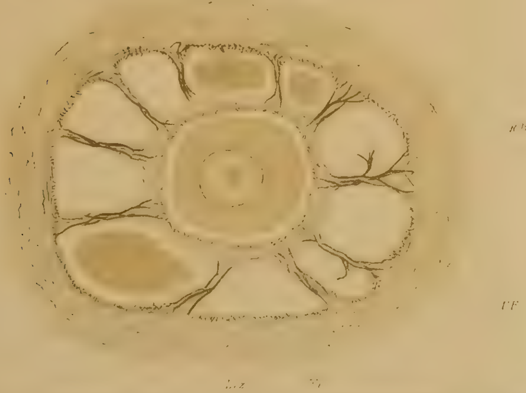
1


Tgd
Hk
Pk
Pl
Ml
Tgd
Bs
Hs
Sk
CFfz

2


Cf
CB
CFfz
Liz
RFd · BP
rF
FdSk
Tf

3

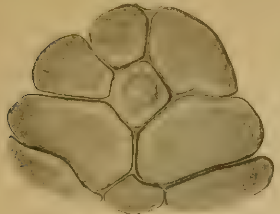


4

Frisz del.

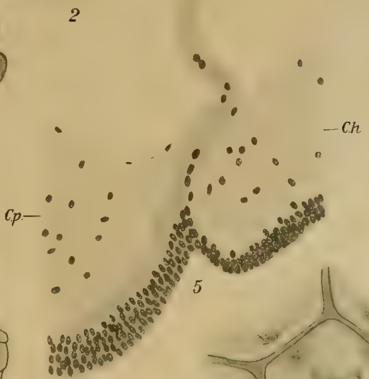
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

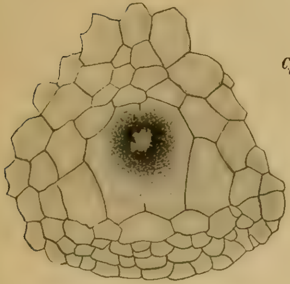


1

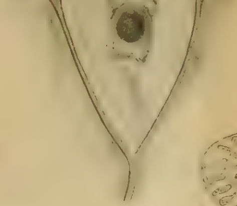
2



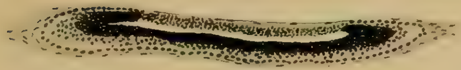
5



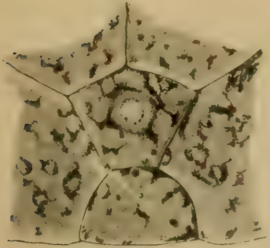
3



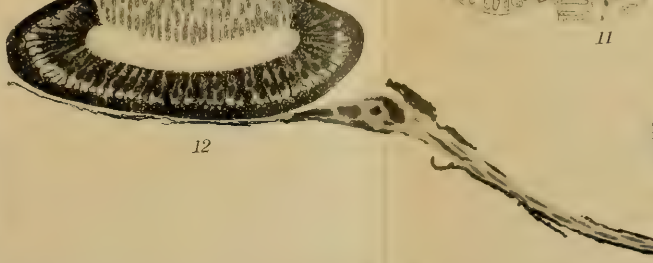
7



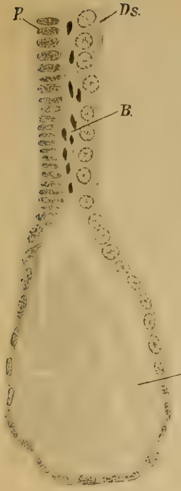
4



6

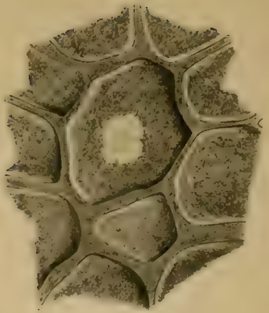


12

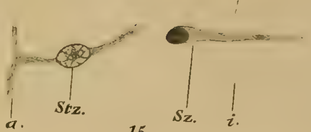


10

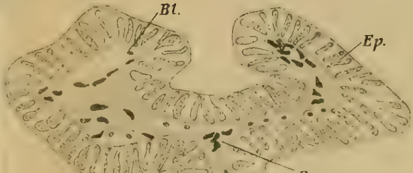
9



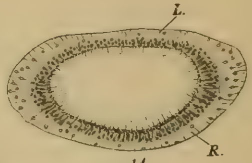
13



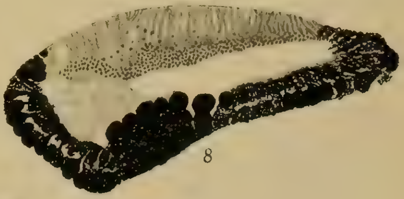
15



11



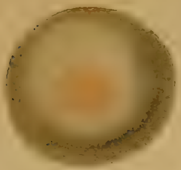
14



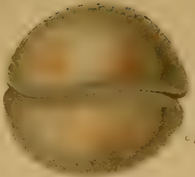
8

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

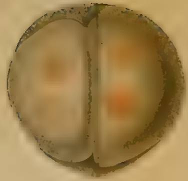
1.



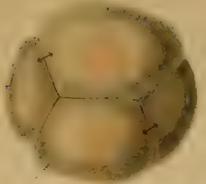
2.



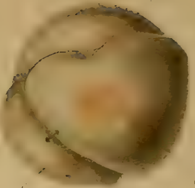
3.



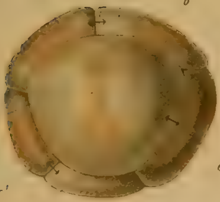
4.



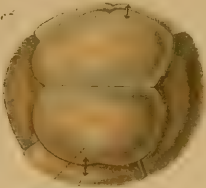
5.



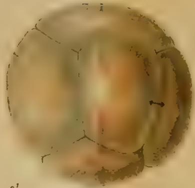
6.


b^{2}
pl d^{2}
b^{1}
d^{2}
d^{1}
c^{1}
c^{2}

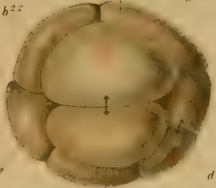
7.


d^{2} d^{1}
c^{2}
b^{1}
a^{2}
a^{1}

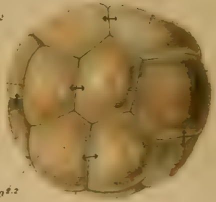
8.


d^{2}
b^{2}
c^{2}
c^{1}
a^{1}

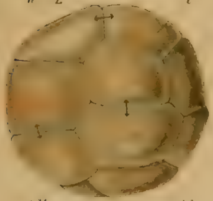
9.


d^{22} E
b^{22}
b^{12}
d^{11}
c^{12}
d^{12}
c^{22}
d^{21}

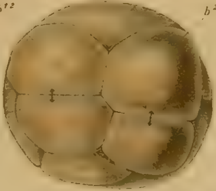
10.


d^{21}
d^{11}
d^{22} E
c^{22}
b^{12}
d^{12}
c^{21}
b^{11}
a^{22}
a^{21}

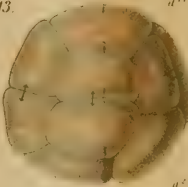
11


d^{22} E
d^{21}
c^{12}
c^{22}
b^{22}
c^{21}
b^{21}
c^{11}
a^{12}

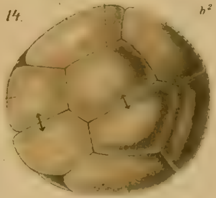
12


b^{12}
d^{22} E
b^{22}
b^{11}
a^{21}
a^{22}
a^{11}
b^{21}

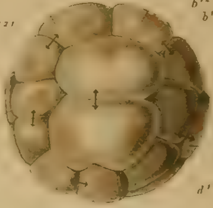
13.


c^{22} d^{21}
d^{11}
c^{12}
d^{12}
c^{11}
a^{12}
c^{1}

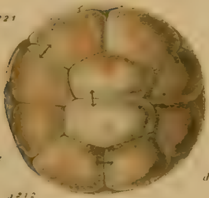
14.


b^{11}
a^{11}
b^{21}
a^{21}
c^{11}
a^{22}
c^{21}
a^{12}

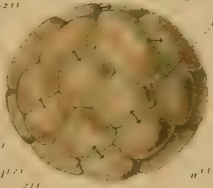
15.


b^{222}
E
b^{121}
b^{122}
b^{221}
d^{112}
c^{122}
d^{111}
c^{121}
d^{122}
c^{222}
c^{221}
d^{21}
d^{121}

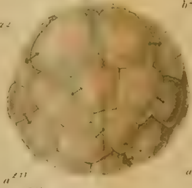
16


b^{222}
b^{121}
E^{2}
b^{221}
b^{122}
c^{122}
d^{112}
d^{212}
d^{211}
E^{1}

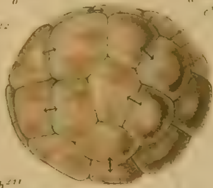
17


d^{112}
E^{1}
d^{111}
E^{2}
b^{122}
b^{121}
d^{211}
b^{112}
d^{122}
b^{111}
c^{221}
d^{121}
a^{112}
c^{211}
a^{222}
a^{221}
a^{212}
a^{211}

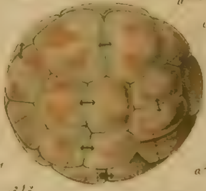
18


b^{121}
E^{2}
b^{111}
b^{222}
b^{221}
b^{122}
b^{212}
b^{112}
b^{211}
a^{212}
a^{211}
a^{221}
a^{122}
a^{112}
a^{121}
a^{111}

19

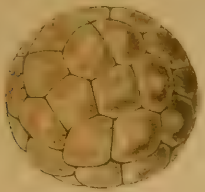

b^{221}
E^{2}
E^{1}
c^{122}
b^{222}
d^{212}
c^{121}
c^{112}
c^{111}
c^{222}
b^{212}
b^{211}
a^{111}
a^{122}
a^{121}
c^{212}

20

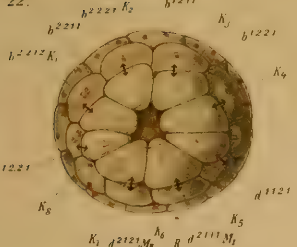

c^{122}
d^{212}
E^{1}
d^{211}
d^{112}
d^{122}
c^{121}
d^{111}
c^{222}
c^{111}
a^{222}
c^{212}
c^{221}
a^{122}
c^{211}
a^{121}
d^{121}

L. Raabe gez.
Wilhelm Engelmann [illegible]
[illegible]

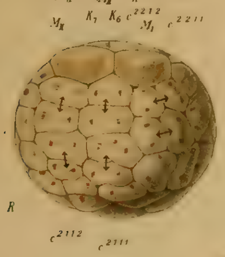
21.



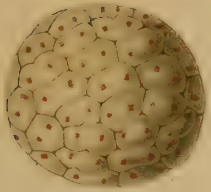
22.


b^2221 K2
b^1211
b^2211
K3
b^1221
b^2212 K1
K4
c^12.21
d^1121
K8
K5
K1 d^2121 MII
k6
R d^2111 MI

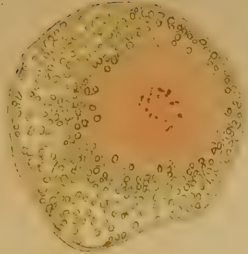
23


MII
K7 K6 c^2212
MI c^2211
R
c^2112
c^2111

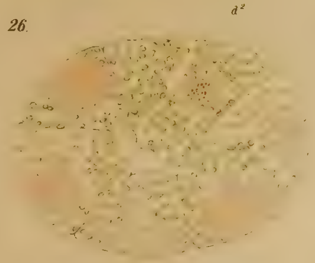
24.



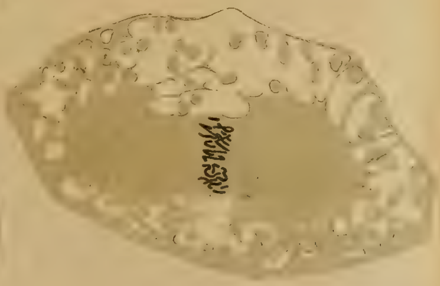
25.



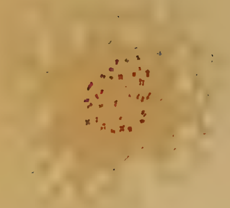
26.



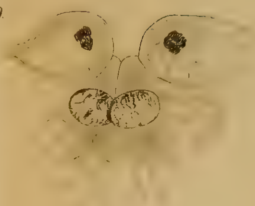
27



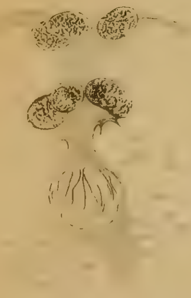
28



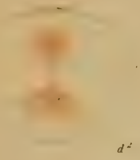
29.



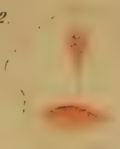
30.



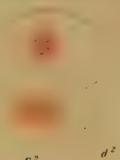
31



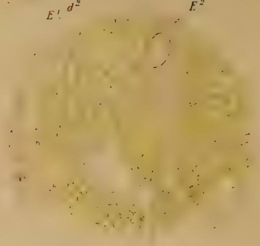
32.



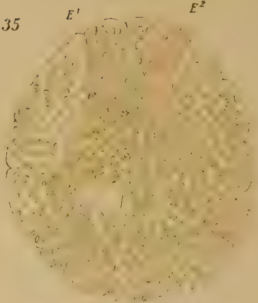
33.



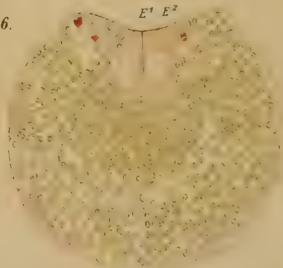
34



35

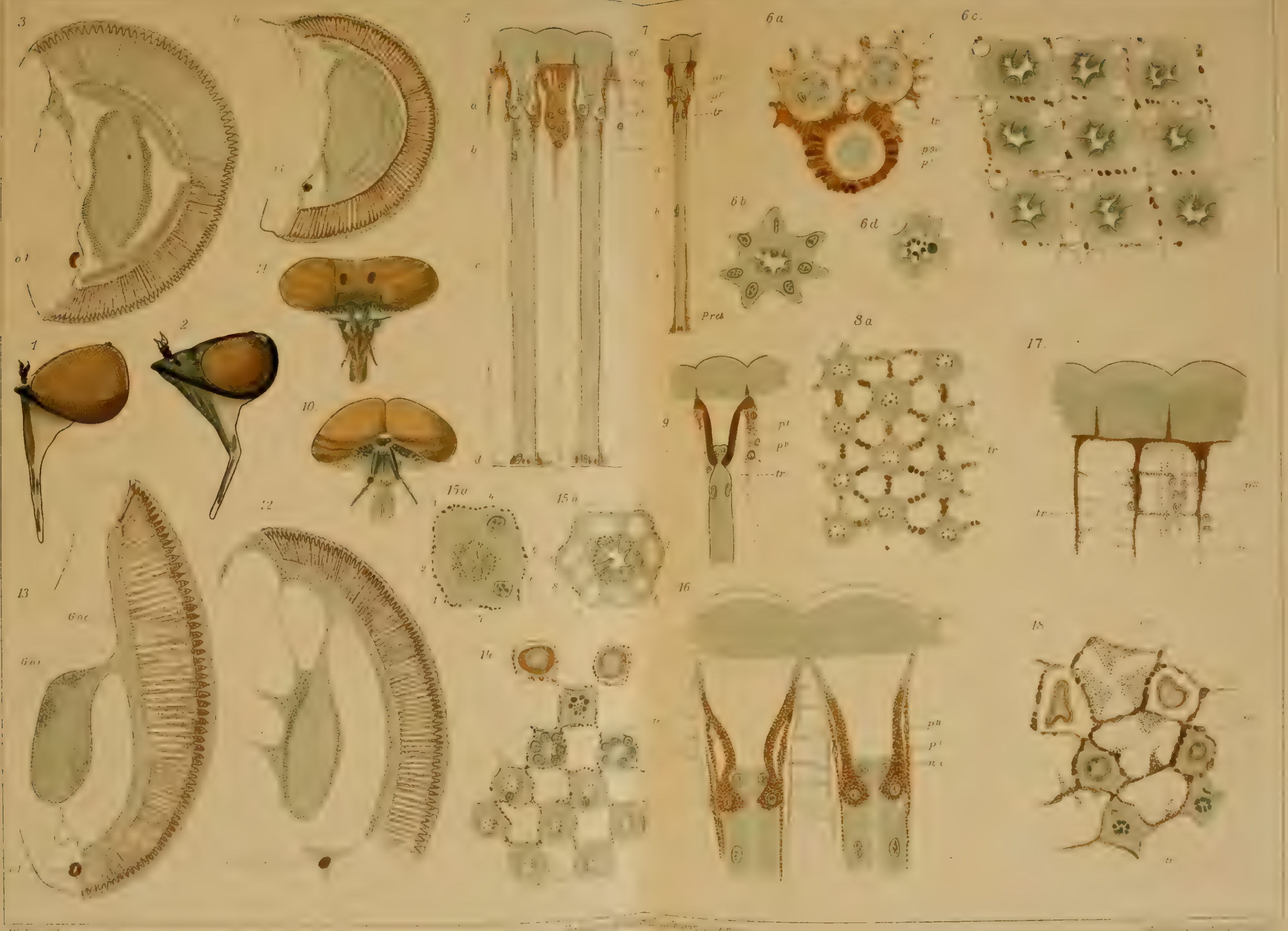


36.

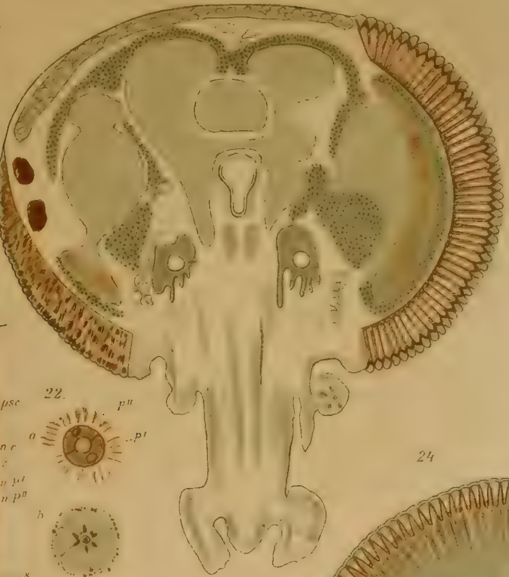


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

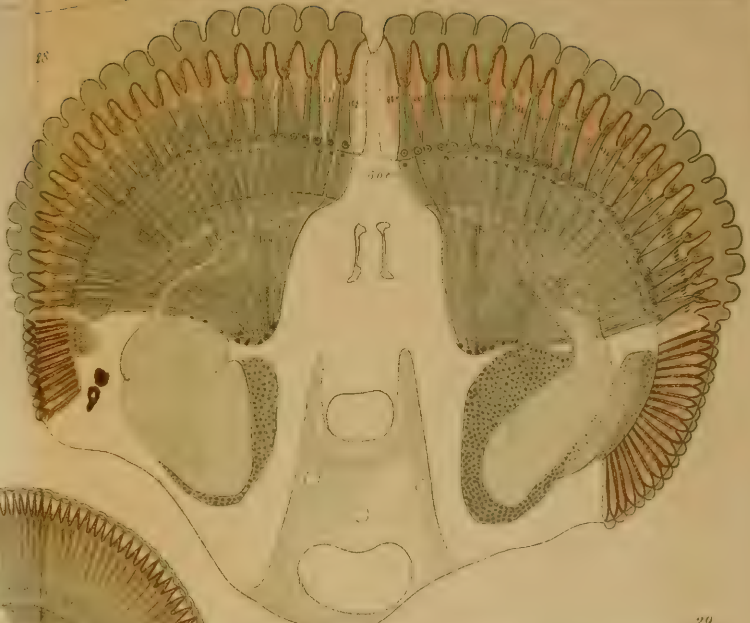
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


3
4
5
7
6a
6c.
ol
a
b
c
d
e
pt
p'
tr
Pres
6b
6d
ps
1
2
11
10
8a
17.
9
p'
p''
tr
12
13
15a
15a
Goc
Goi
14
16
18
pII
p'
nc

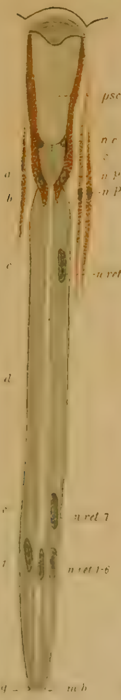
27



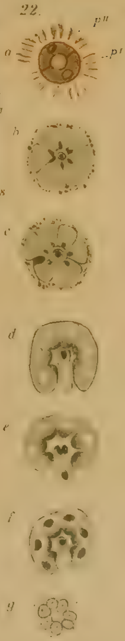
28



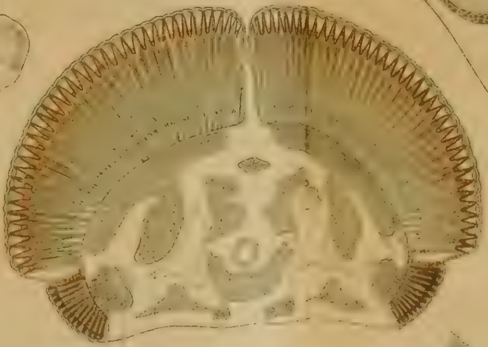
21


psc
n c
a
b
n p'
n p''
c
n ret 8
d
e
n ret 7
f
n ret 1-6
g
m b

22.

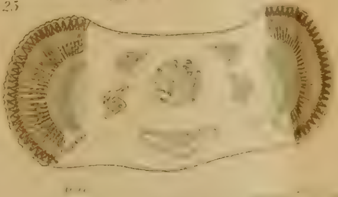


24

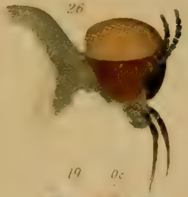


23

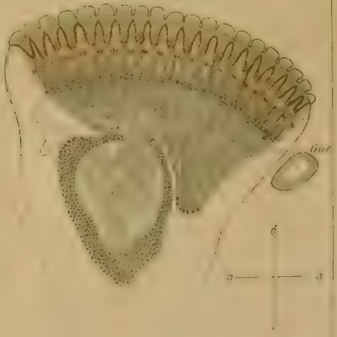
25



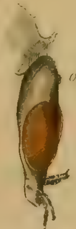
26



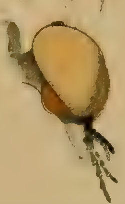
29

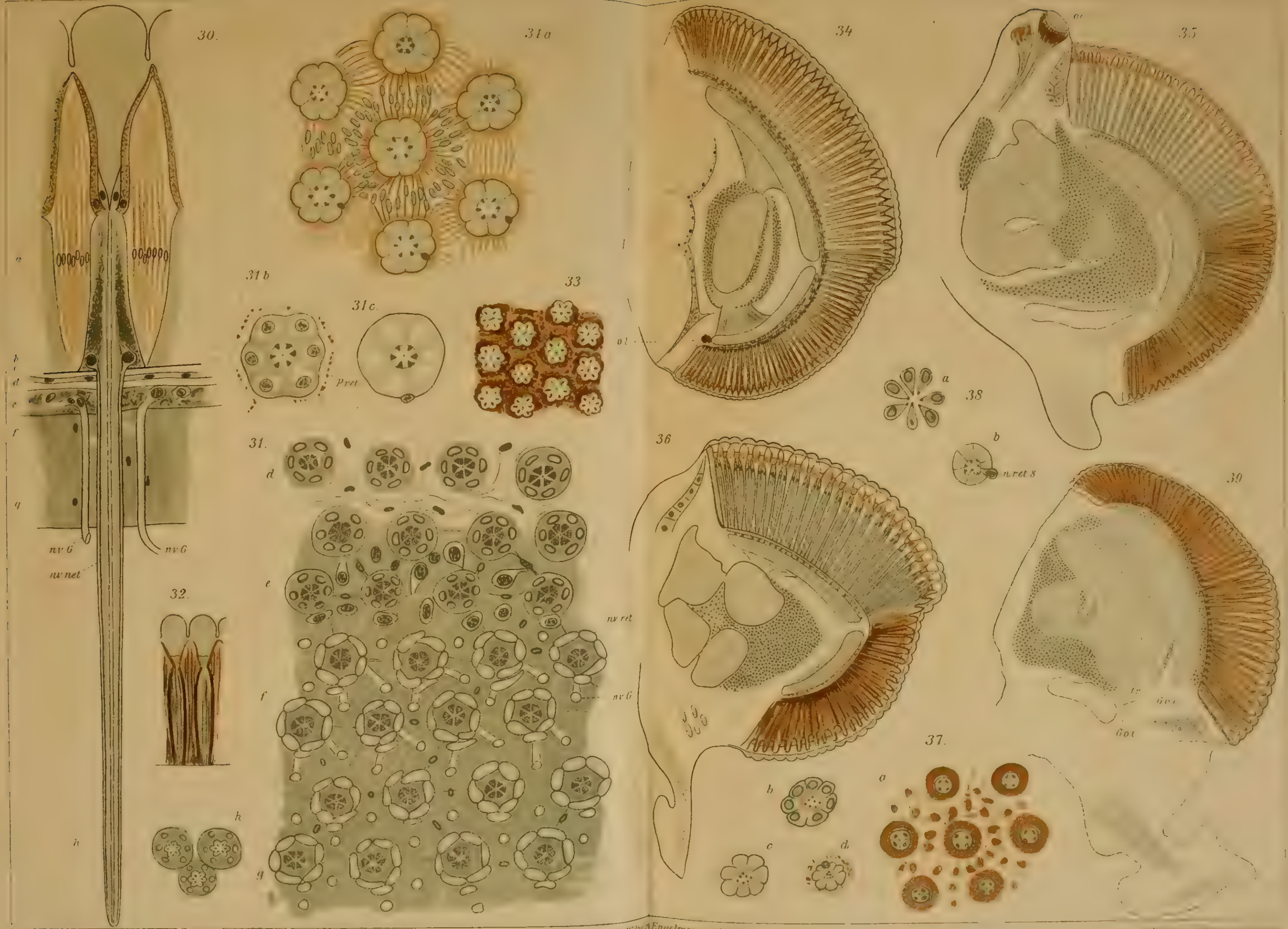


20



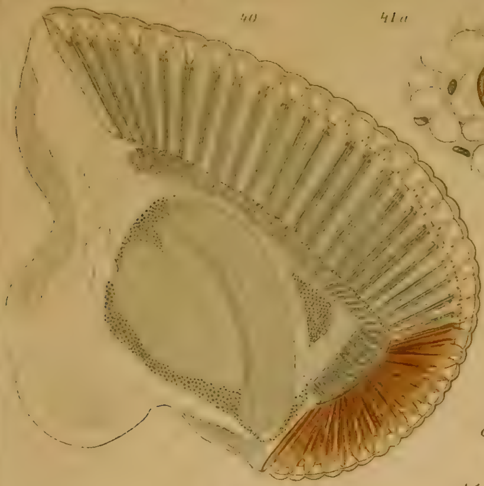
19

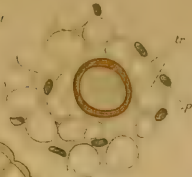


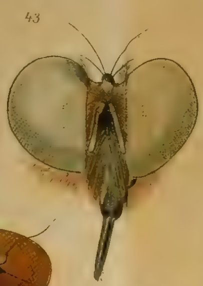

30.
a
b
c
d
e
f
g
h
nv G
nv G
nv net
31 a
31 b
Pret
31 c.
33
31.
d
e
f
g
nv ret
nv G
32.
h
34
ol
35
ol
38
a
b
n ret s
36
39
tr
Got
Got
37.
a
b
c
d

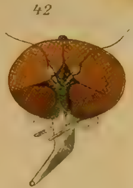
W. Dietrich gez.

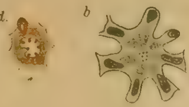
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

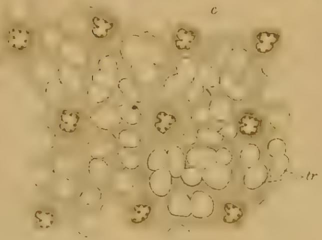

40

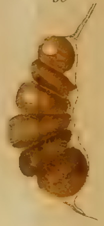

41 a

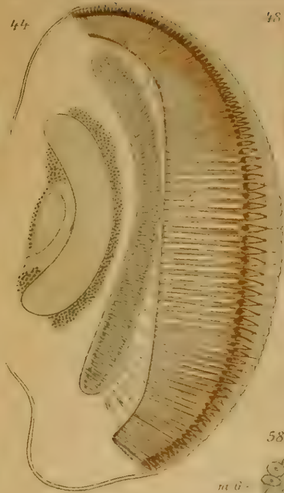

43

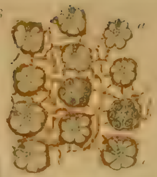

42

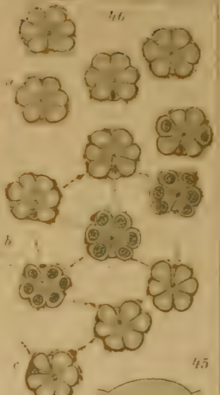

41. d. b

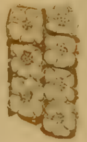

c

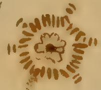

55

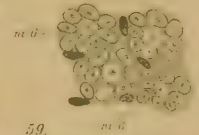

44

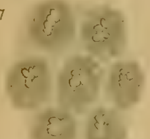

48

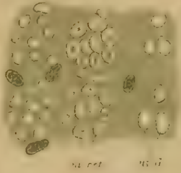

46

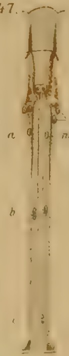

50

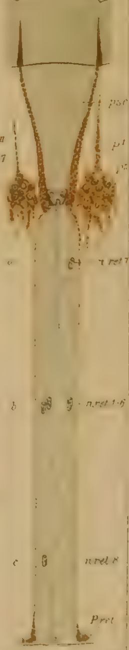

51

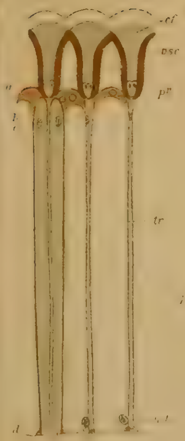

58

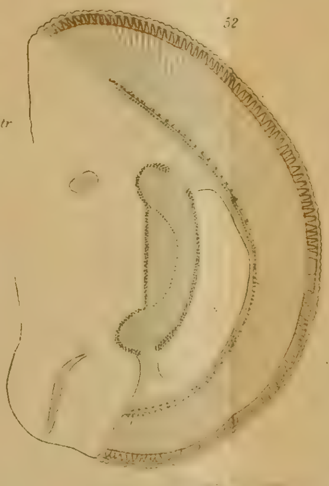

57

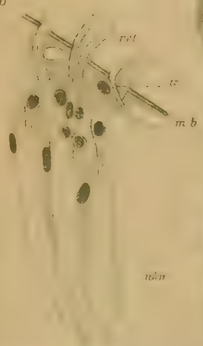

59.

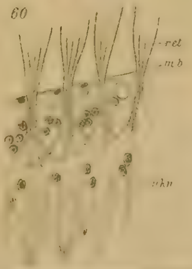

47.

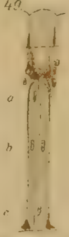

45
psc
p'
p''
a
n.ret.7
b
n.ret.1-6
c
n.ret.8
P.ret

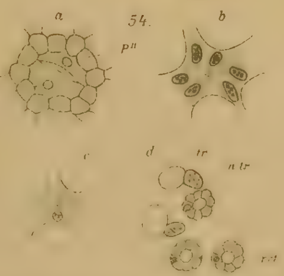

53.
cf
psc
p''
n
tr
d


52


56
ret
tr
m.b
nkn


60

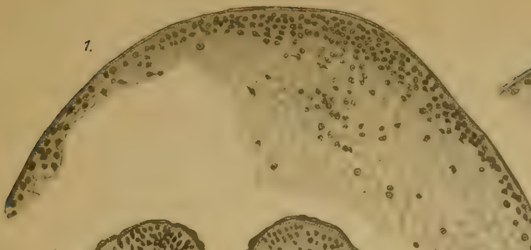

49.


54.
a
b
c
d
p''
p'
tr
n.tr
ret

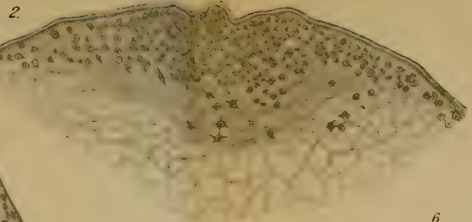
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

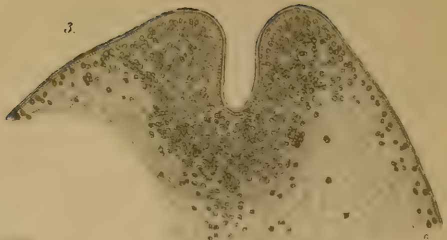
1.



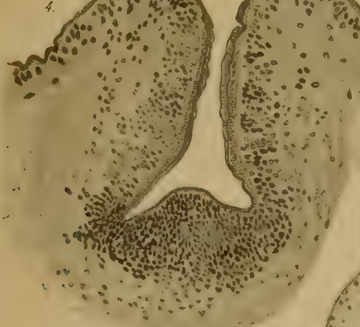
2.



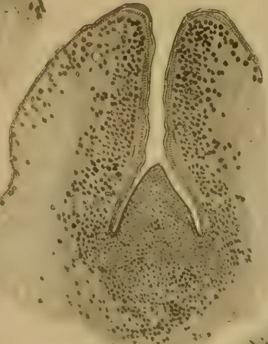
3.



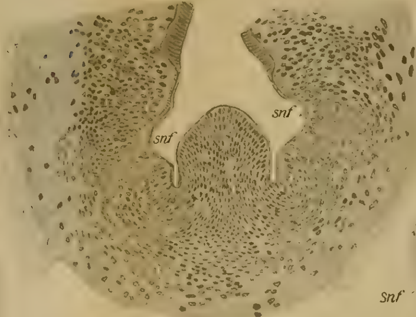
4.



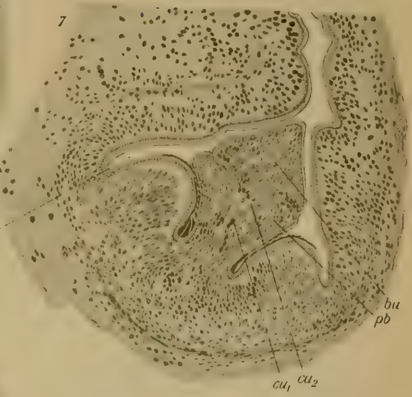
5



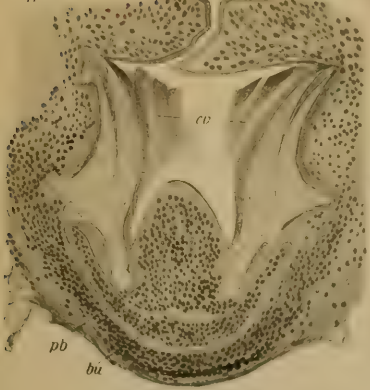
6.



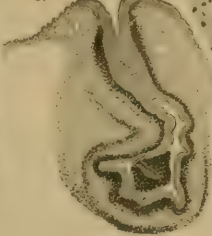
7


Snf
bu
pb
cu_1
cu_2

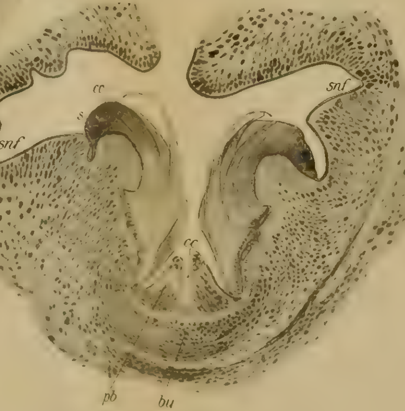
11



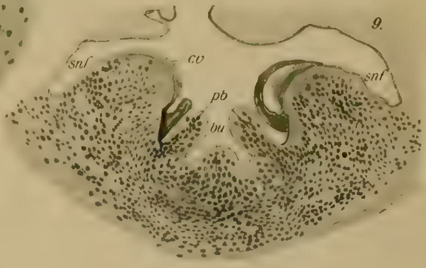
8.



10.


cc
snf
snf
cc
pb
bu

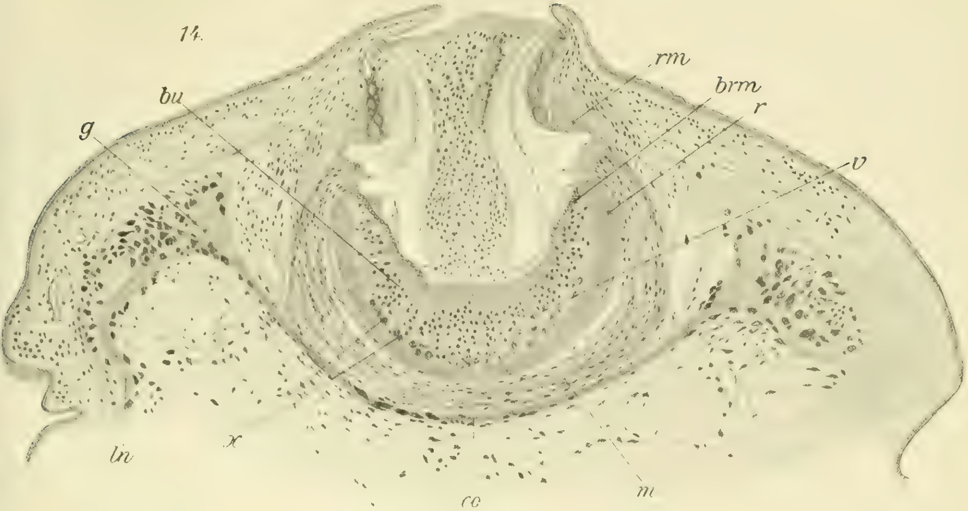
9.


snf
cv
snf
pb
bu

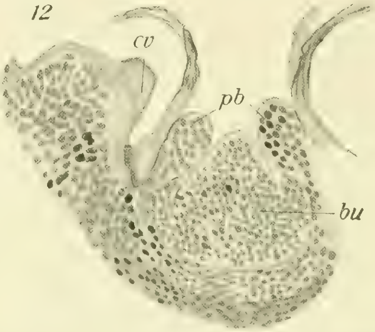
Gläser.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

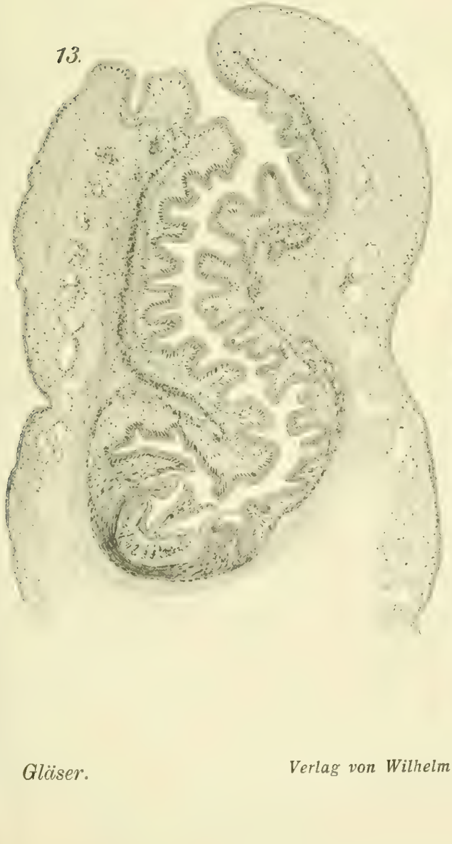
14.


rm
brm
r
v
bu
g
ln
x
cc
m

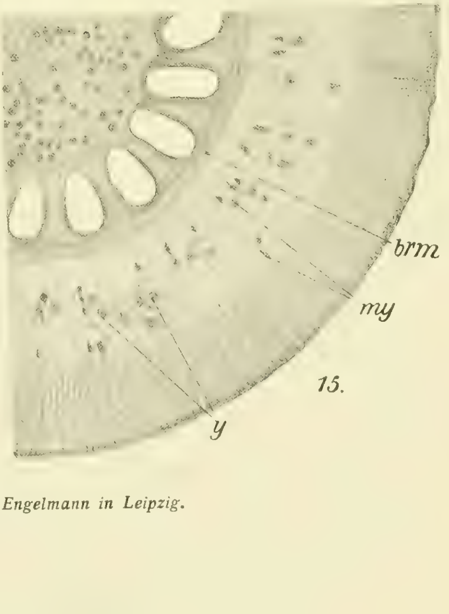
12



13.

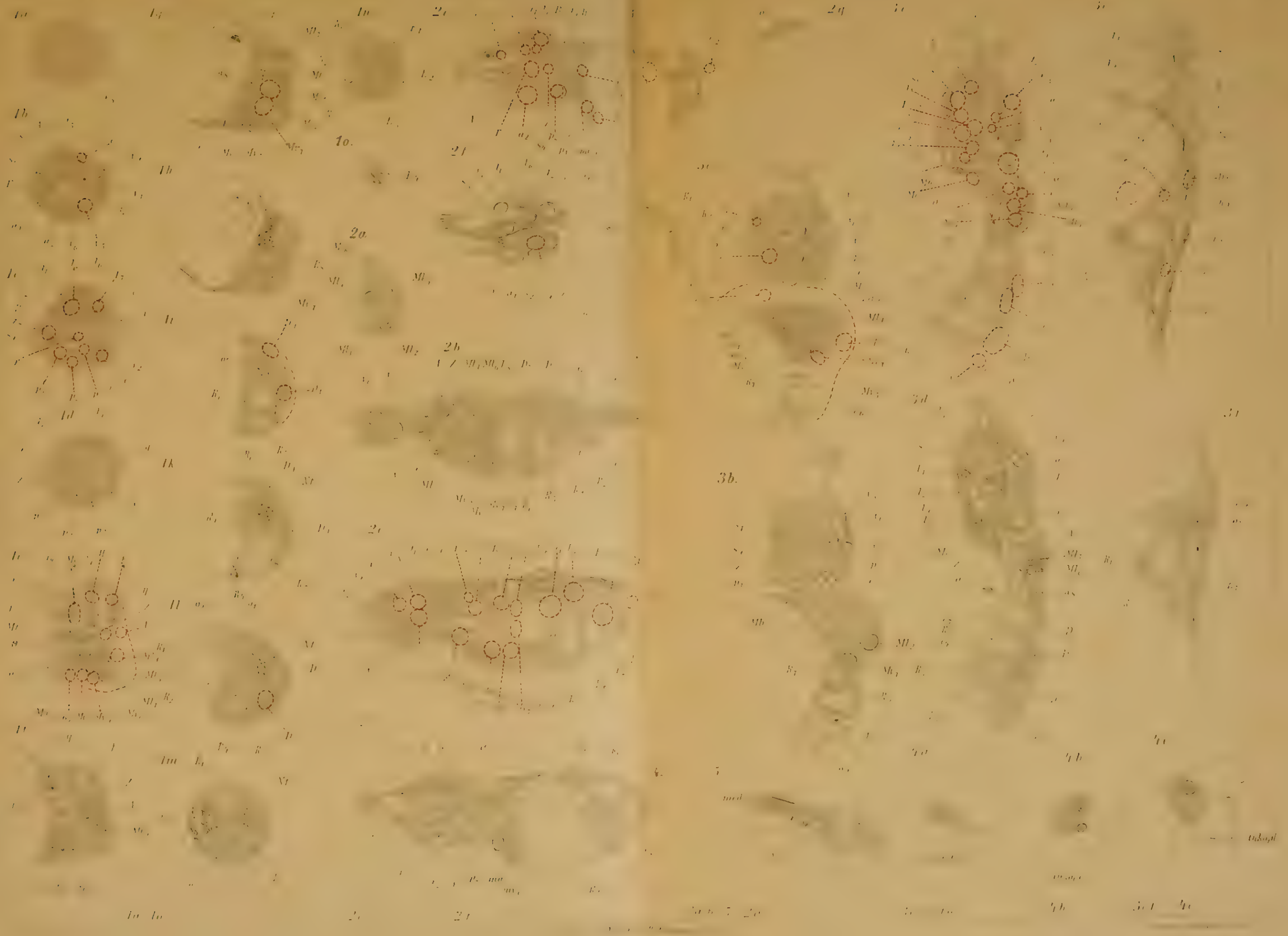


15.



Gläser.

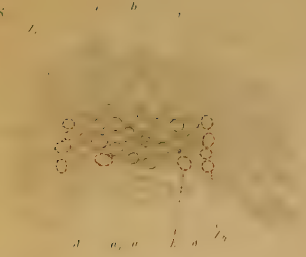
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.


1a
1b
1o.
2a.
2b
2f
2g
3b.
3d
Mh
Mh₁
Mh₂
Mh₃
Nt

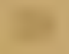
6a

6c

8



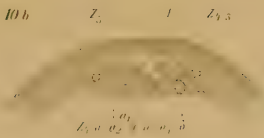
7



12a

10a

10b

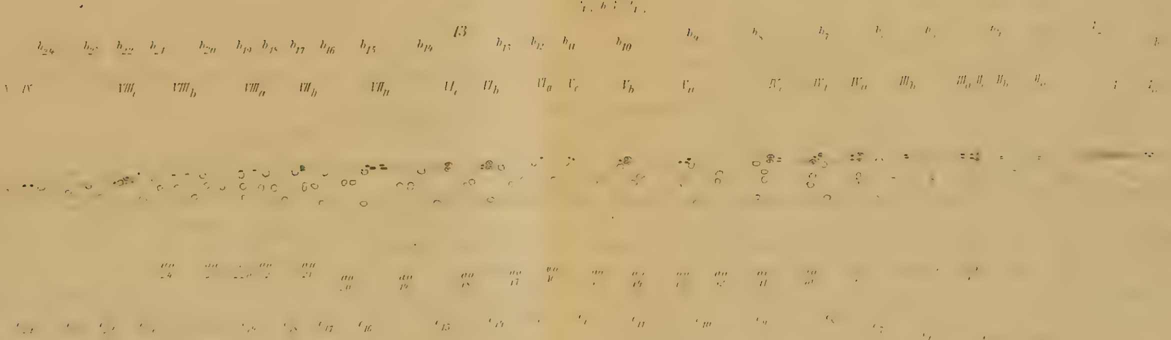

Z_3
$Z_{4\,3}$
Z_4
a_1
a_2

10c

10d

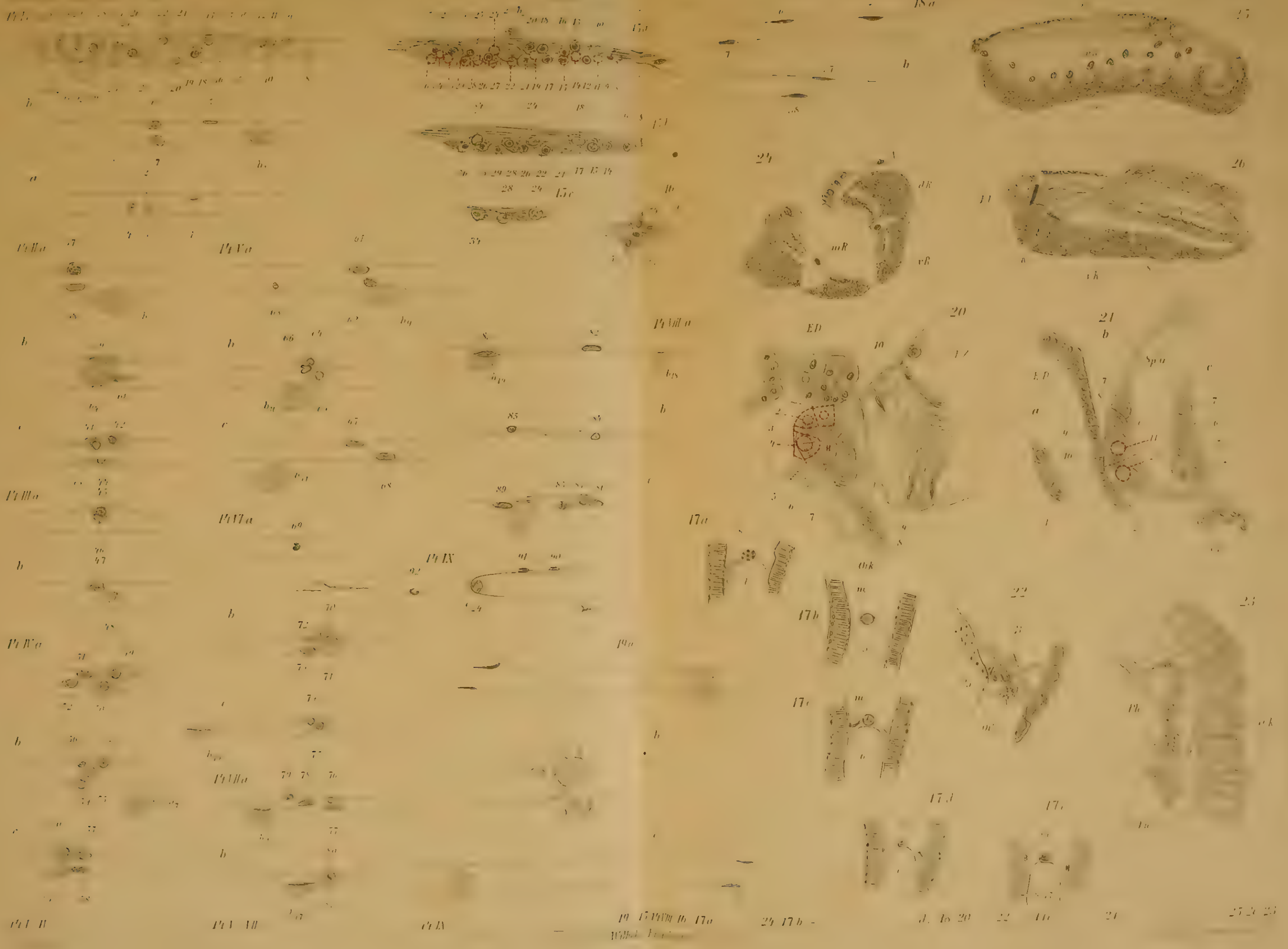
12b

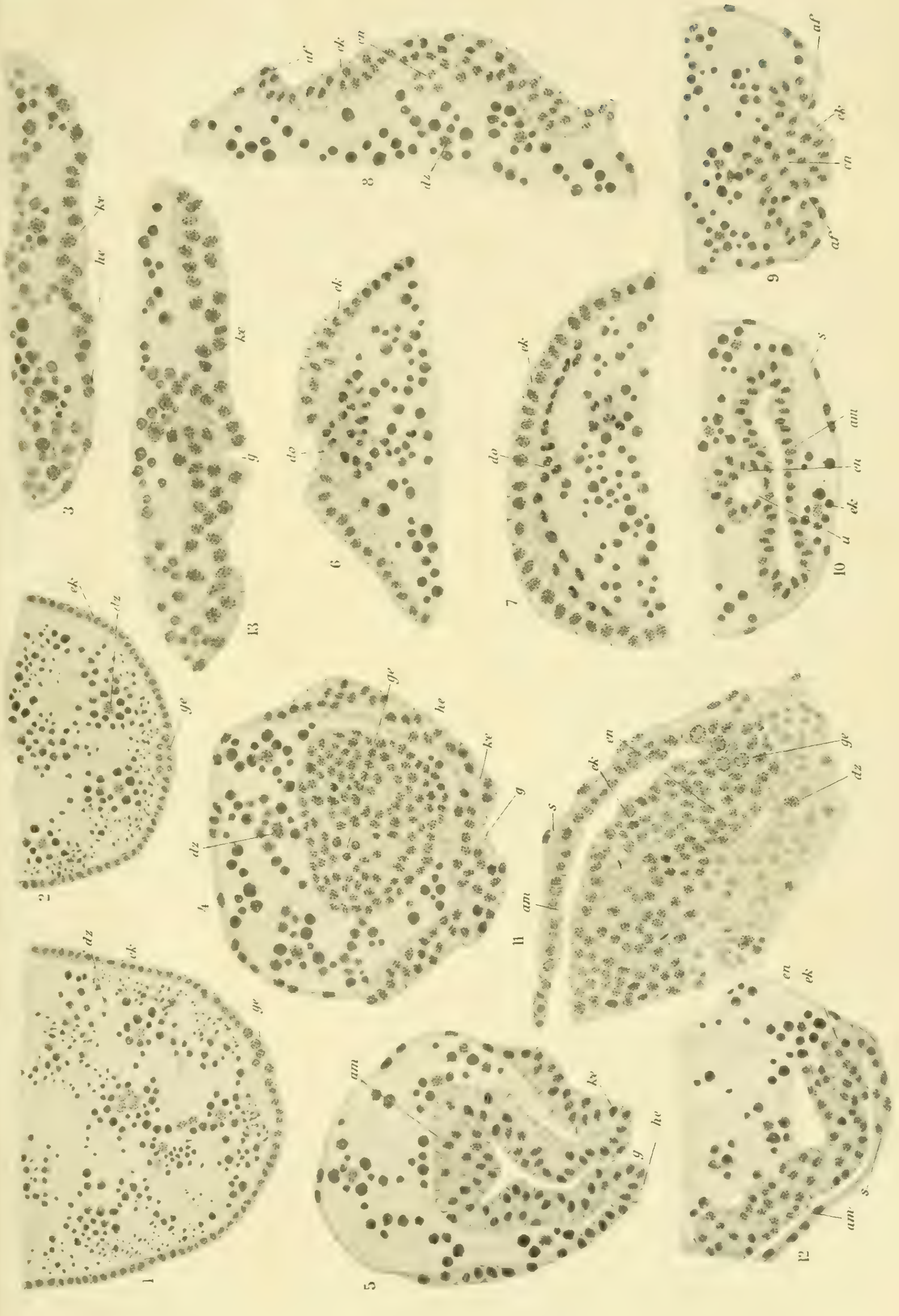
13


b_{24}
b_{22}
b_{20}
b_{19}
b_{18}
b_{17}
b_{16}
b_{15}
b_{14}
b_{13}
b_{12}
b_{11}
b_{10}
b_9
b_7
VIII
VII_b
VII_a
VI_b
VI_a
V_c
V_b
V_a
IV_a
III_b
III_a
II_b
II_a

10a 6a 10b 6b 13 10c 7 8 12a 10d 11a b

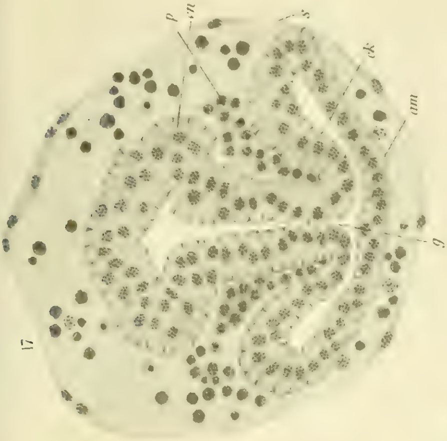
Verlag v. Wilhelm Engelmann

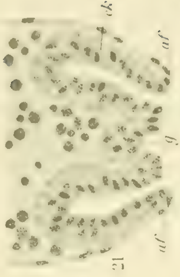

Pt I a
15 a
15 b
15 c
16
17 a
17 b
17 c
17 d
18 a
19 a
20
21
22
23
24
25
26
Pt II a
Pt III a
Pt IV a
Pt V a
Pt VI a
Pt VII a
Pt VIII a
Pt IX
ED
mR
vR
dR
Sp a
Ok
Pt I–II
Pt V–VII
Pt IX

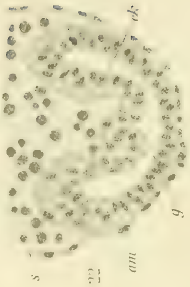


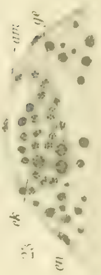
8
af
ek
en
dz
9
af
ek
en
af'
3
kr
he
13
kr
g
6
ek
do
7
ek
do
10
s
am
en
ek
u
2
ek
dz
ge
4
ge
he
kr
g
dz
11
en
ek
s
am
ge
dz
1
dz
ek
ge
5
am
kr
he
g
12
en
ek
s
am

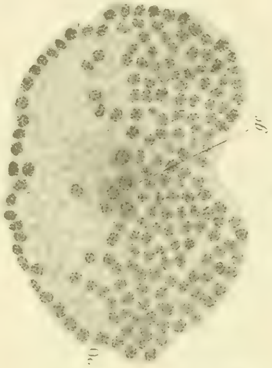
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

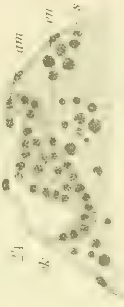

17

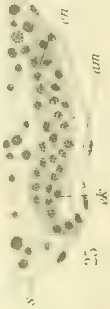

21

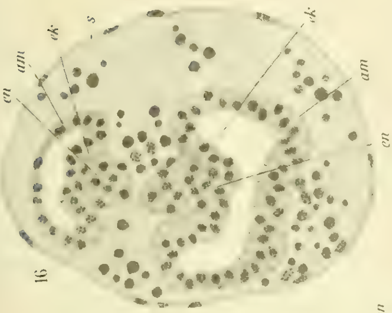

22

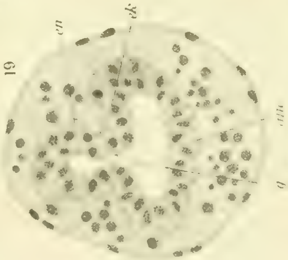

23

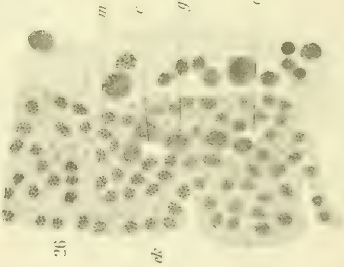

20

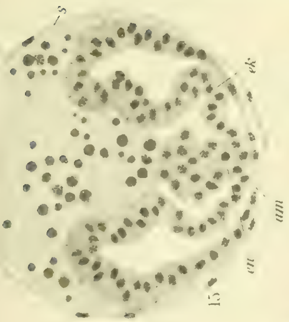

24

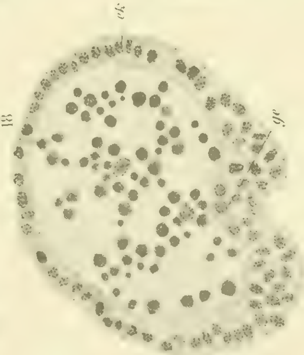

25

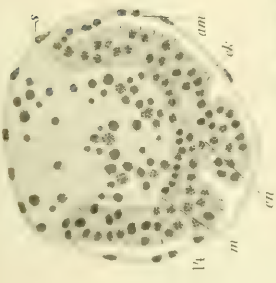

16
en
am
ek
s
ek
am
en

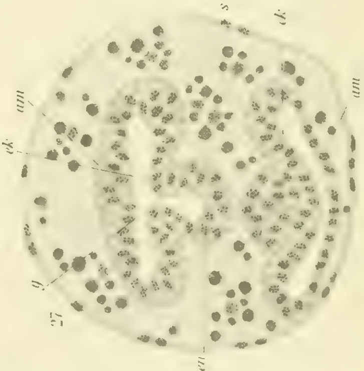

19


26

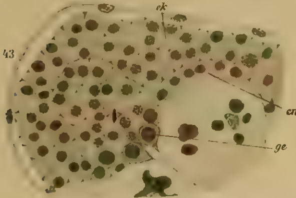

15

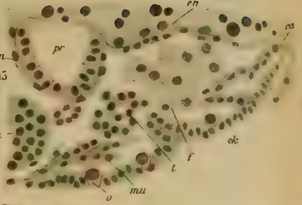

18

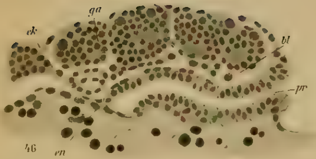

14

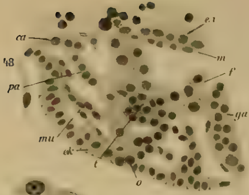

27
s
ek
am
am
ek
g
en

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

43


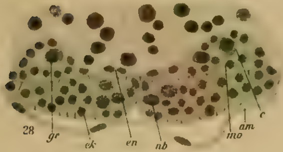
45

en
ca
m
pr
ga
t
f
ek
o
mu

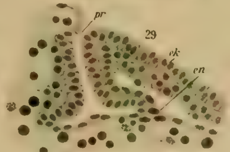
46

ga
ek
bl
pr
en

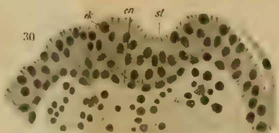
48

ca
es
m
pa
f
ga
mu
ek
t
o

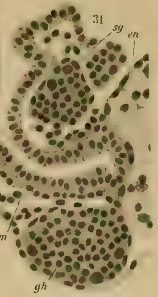
50

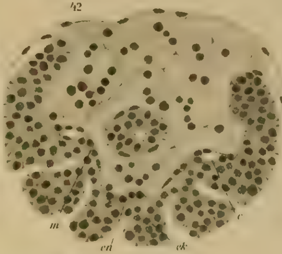
47

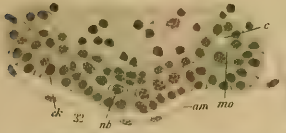
28

gr
ek
en
nb
mo
am
c

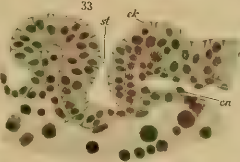
29


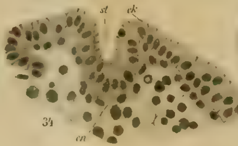
30


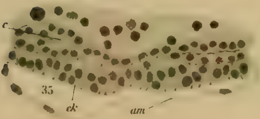
31


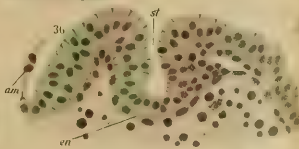
42


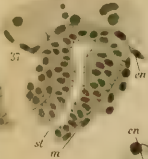
32


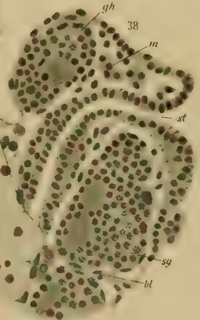
33


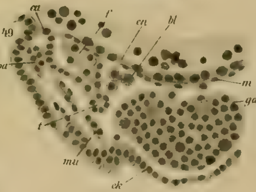
34


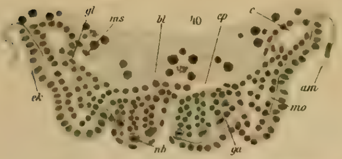
35


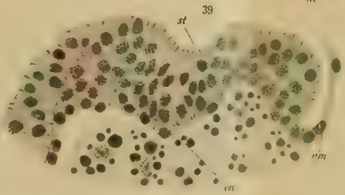
36


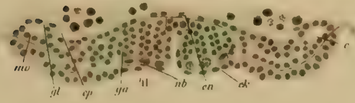
37


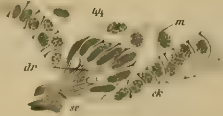
38

gh
m
en
st
sg
bl

49

ca
f
cn
bl
pa
m
ga
t
mu
ek

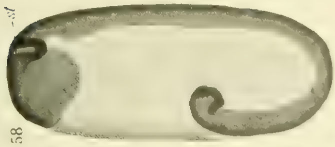
40

gl
ms
bl
cp
c
ek
am
mo
nb
ga

39


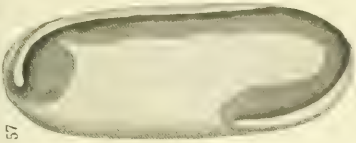
41

mo
gl
cp
ga
nb
en
ek
c

44


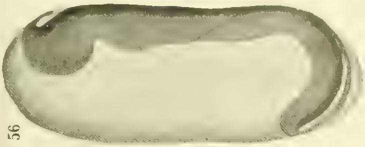
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



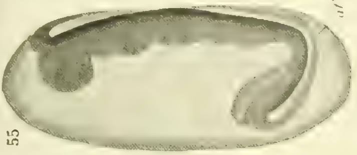
58



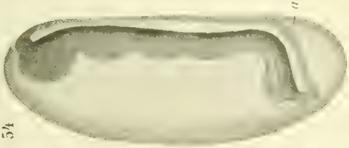
57



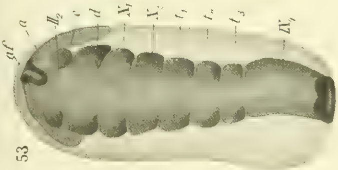
56



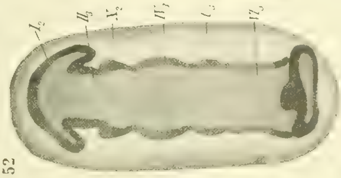
55



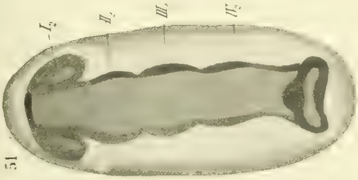
54


gf
a
II2
c
d
X1
X2
t1
t2
t3
IV1

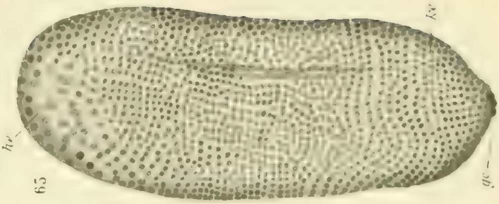
53


I2
II2
X2
IV1
t3
V2

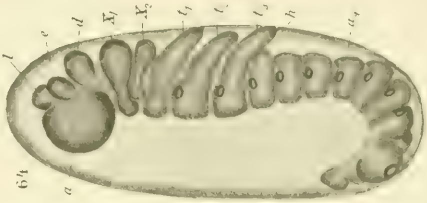
52


I2
II1
III1
IV1

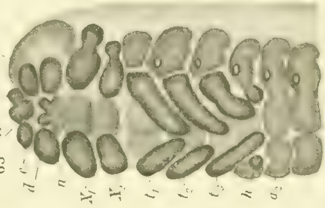
51



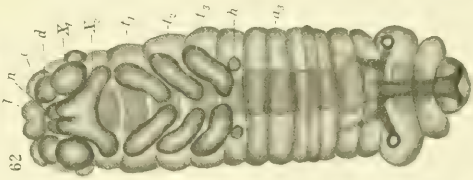
65


l
e
d
X1
X2
t1
t2
t3
h
a1
a

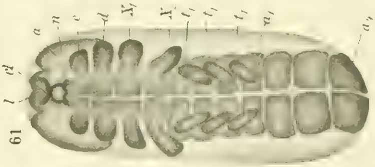
64


a
l
d
c
d
a
X1
X2
t1
t2
t3
h
a1

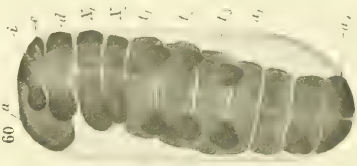
63


l
n
c
d
X1
X2
t1
t2
t3
h
a1

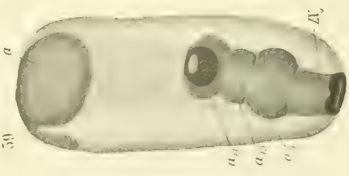
62


a
n
c
d
X1
X2
t1
t2
t3
a1
a1
d
l

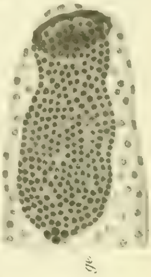
61


i
e
d
X1
X2
t1
t2
t3
a1
a1
a

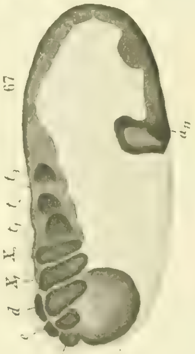
60


a
IV1
a1
a2
a3

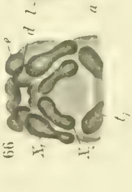
59



68

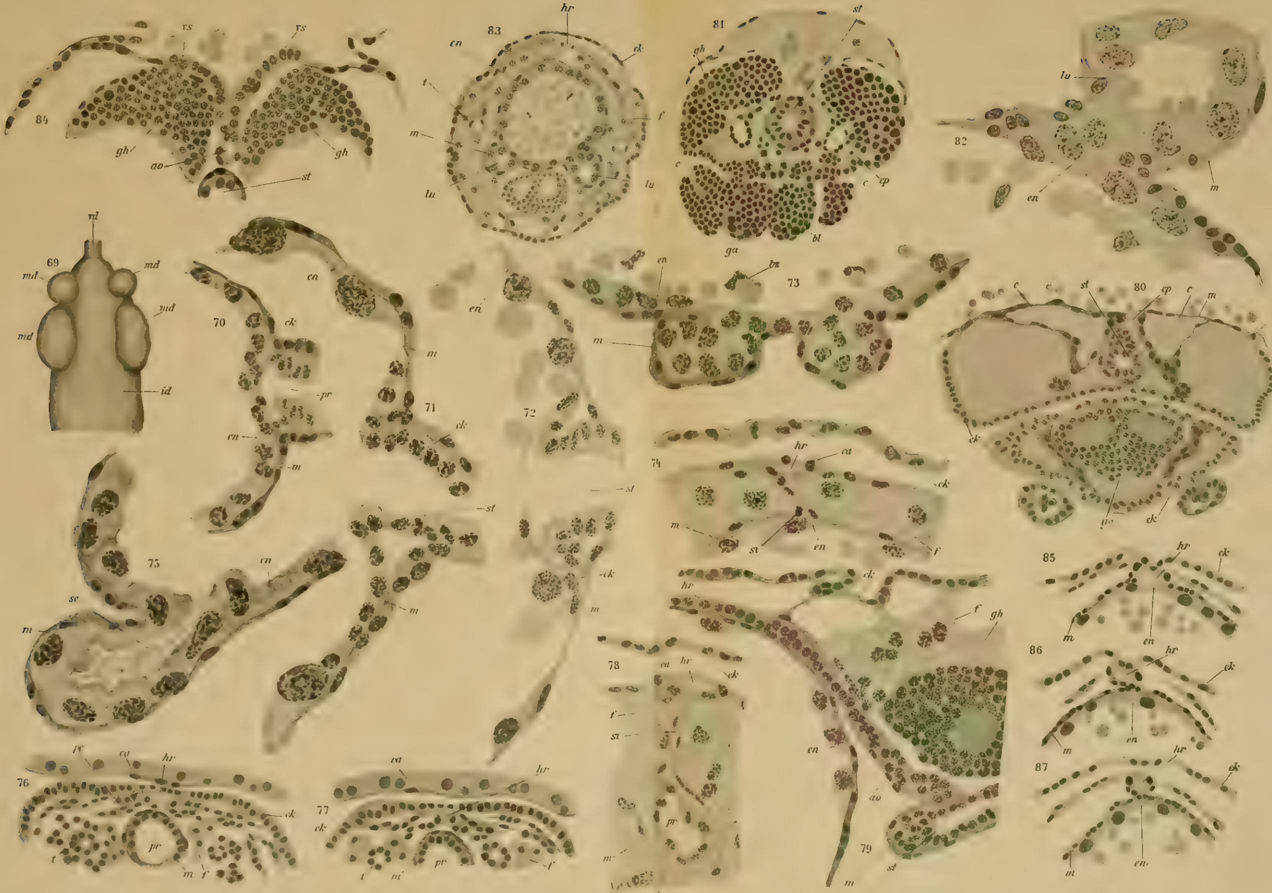

an
t3
t2
t1
X2
X1
d
c
l
a

67



66

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.


84
rs
rs
gh
ao
gh
st
83
hr
en
ck
t
f
m
lu
lu
81
st
gh
c
c
cp
bl
ga
82
lu
en
m
69
ml
md
md
md
md
id
70
en
ck
pr
en
m
71
m
ck
72
en
st
ck
m
st
73
en
bz
m
80
c
st
cp
c
m
ck
ao
ck
74
hr
ca
ck
m
st
en
f
75
en
sc
m
76
pr
ca
hr
ck
pr
t
m
f
77
ca
hr
ck
pr
t
m
f
78
ca
hr
ck
f
st
pr
m
79
ck
hr
f
gh
en
ao
st
m
85
hr
ck
m
en
86
hr
ck
m
en
87
hr
ck
m
en

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01441

1797